АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

ТОМ XXX

5

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА 1945 ЛЕНИНГРАД

А К А Д Е М И Я   Н А У К   С С С Р

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS

ТОМ XXX

5

И З Д А Т Е Л Ь С Т В О   А К А Д Е М И И   Н А У К   С С С Р
МОСКВА 1945 ЛЕНИНГРАД

В. А. Поддубная-Арнольди и М. М. Лодкина

ЭМБРИОГЕНЕЗ ПРИ ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ И ПОЛИПЛОИДИИ В РОДЕ *NICOTIANA*

(Получено 16.II.1945)

В литературе неоднократно отмечалось существование различий в успехе скрещиваний между разными видами и родами в зависимости от направления скрещивания. Такие различия особенно выделялись при скрещивании видов с разными числами хромосом. Для объяснения этого явления рядом исследователей выдвинуты различные гипотезы. Одни исследователи [8, 9, 6, 7, 3, 4] считали, что успех скрещивания зависит от соотношения чисел хромосом в тканях столбика и пыльцевой трубки, яйцеклетки и спермиев, тканях матери, гибридных зародыша и эндосперма; другие исследователи [2] полагали, что он зависит не столько от соотношения числа хромосом, сколько от «стимулятивной силы» спермиев.

Несмотря на наличие ряда гипотез, пытающихся объяснить результаты скрещивания в зависимости от его направления, ни одна из них не может считаться удовлетворительной. Нам представляется слишком механистичным и гипотетичным сводить все к соотношению чисел хромосом или к действию стимулятивной силы спермиев. Повидимому, успех скрещивания зависит не столько от количественного и качественного соотношения хромосом, сколько от генетических, биохимических, физиологических и морфологических особенностей скрещивающихся видов и родов.

В настоящем исследовании мы попытаемся выяснить, в какой степени успех скрещивания между разными видами рода *Nicotiana* зависит от соотношения чисел хромосом, от морфологических и генетических особенностей их.

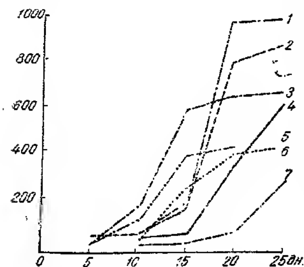
Показателем характера протекания скрещивания в наших исследованиях являлась степень развития зародыша и эндосперма через определенные промежутки времени после опыления. Нами исследован эмбриогенез у различных чистых видов, комбинаций межвидовых скрещиваний и полиплоидов табака.

Прежде чем перейти к изложению результатов исследования развития гибридных зародышей и эндосперма, остановимся на эмбриологии чистых видов, амфидиплоидов и автотетраплоидов табака. Нами были исследованы следующие чистые виды, амфидиплоиды и автотетраплоиды: *Nicotiana rustica* 2 *n* и 4 *n*, *N. paniculata*, *N. glauca*, *N. tabacum*, *N. silvestris*, *N. longiflora* 2 *n* и 4 *n*, *N. ruta* (амфидиплоид от скрещивания *N. rustica* × *N. tabacum*) и *N. rupa* (амфидиплоид от скрещивания *N. rustica* × *N. paniculata* (диагр. 1) [1]. Эта специфичность в большинстве

[1] В диагр. 1 и во всех последующих на оси абсцисс откладывались промежутки времени, исчисляемые в днях от момента опыления, через которые производилась фиксация коробочек. На оси ординат откладывалось среднее арифметическое длины зародышей (в микронах), соответствующее каждому взятому сроку после опыления.
Исследовавшийся нами материал фиксировался по Bouin Allen. Препараты красились железным гематоксилином по Heidenhain. Зародыши ранних стадий измерялись окуляр-микрометром, поздних стадий — путем зарисовки их контура с помощью рисовальной камеры Abbe с последующим измерением длины и перечислением на микроны.

случаев более или менее тесно связана с морфологией цветка и обусловлена генетической природой вида.

N. rustica 2 *n* отличается короткопестичными цветками, крупным зародышем в зрелом семени и крупными семенами. Благодаря тому, что пестик у нее короткий, пыльцевые трубки быстро проникают в зародышевый мешок и развитие зародыша начинается сравнительно с другими видами рода *Nicotiana* рано. Через 5 дней после самоопыления у *N. rustica* уже обнаружен девятиклеточный зародыш и несколько клеток в эндосперме (эндосперм у видов *Nicotiana* целлюлярный), через 10 дней — многоклеточные зародыш и эндосперм, через 15 дней у зародыша намечаются семядоли, и зародыш принимает форму сердечка, через 20—25 дней зародыш и эндосперм оказываются вполне сформированными (рис. 1). Развитие зародыша и эндосперма у *N. rustica* 4 *n* происходит аналогично с таковым у *N. rustica* 2 *n* с той лишь разницей, что оно идет несколько медленнее. Семядоли у зародыша *N. rustica* 4 *n* образуются не на 15-й, а лишь на 20-й день после опыления, и только через 25 дней зародыш является вполне сформированным. *N. rustica* 4 *n* отличается меньшей плодовитостью, чем *N. rustica* 2 *n* вследствие нарушения у него правильности течения мейозиса. Семена и зародыши *N. rustica* 4*n* крупнее таковых *N. rustica* 2 *n*.



Диагр. 1. *1* — *N. rustica*, *2* — *N. ruta*, *3* — *N. rupa*, *4* — *N. tabacum*, *5* — *N. paniculata*, *6* — *N. silvestris*, *7* — *N. glauca*

N. paniculata характеризуется некрупными, короткопестичными цветками. Развитие зародыша и эндосперма идет здесь особенно быстро (рис. 2). Через 5 дней после самоопыления у *N. paniculata* обнаружены двуклеточные зародыш и эндосперм, через 10 дней у зародыша намечаются семядоли, через 15—20 дней зародыш и эндосперм являются вполне сформированными.

N. glauca, хотя и сходна с *N. paniculata* по величине цветка и длине столбика, но, против ожидания, развитие зародыша и эндосперма здесь идет очень медленно (рис. 3). Семена и зародыши в них являются очень мелкими по сравнению с другими исследованными нами видами рода *Nicotiana*. Через 5 дней после самоопыления у *N. glauca* обнаружены неразделившаяся яйцеклетка и двуклеточный эндосперм, через 10 дней — четырехклеточный зародыш и эндосперм из нескольких клеток, через 15 дней — многоклеточные зародыши и эндосперм, через 20 дней у зародыша намечаются семядоли, через 25 дней зародыш и эндосперм вполне сформированы.

Замедленное развитие зародыша и эндосперма у *N. glauca* по сравнению с *N. paniculata* находится в полном противоречии с морфологией цветка этого вида. Здесь будет уместным подчеркнуть, что вообще этот вид чрезвычайно своеобразен и по целому ряду своих признаков отличается от других представителей рода *Nicotiana*. К таким особенностям относится древовидность, желтая окраска венчика, восковой налет, содержание анабазина и т. д. Специфичность генетической природы этого вида сказывается, очевидно, и на характере развития зародыша, а также эндосперма.

У *N. tabacum*, *N. silvestris* и *N. longiflora* 2 *n* и 4 *n*, характеризующихся длинным пестиком, развитие зародыша идет значительно медлен-



Рис. 1. Развитие зародыша и эндосперма у *N. rustica* через 5, 10, 15, 20 и 25 дней после самоопыления

нее, чем у *N. rustica* 2 *n* и 4 *n*, а также *N. paniculata*, так как для проникновения пыльцевых трубок в зародышевый мешок здесь требуется значительно более длинный промежуток времени. Темп развития зародыша у *N. tabacum*, *N. silvestris* и *N. longiflora* 2 *n* и 4 *n* сходен, но семена и за-

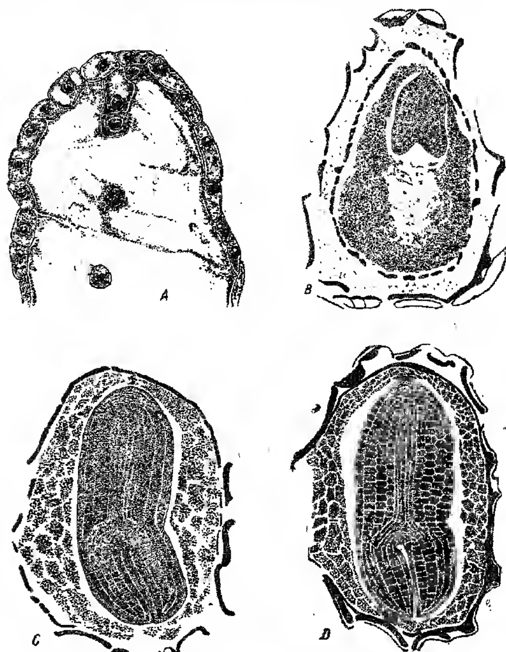


Рис. 2. Развитие зародыша и эндосперма у *N. paniculata* через 5, 10, 15, 20 дней после самоопыления

родыш у *N. silvestris* более мелкие, чем у *N. tabacum* и *N. longiflora*. Через 5 дней после самоопыления у *N. tabacum* и *N. silvestris* обнаружены неразделившиеся ядра яйцеклетки и зародышевого мешка; через 10 дней — четырех-шестиклеточный зародыш и двух-четырехклеточный эндосперм; через 15 дней — многоклеточные зародыш и эндосперм; через 20 дней у зародыша намечаются семядоли и к 25 дням зародыш и эндосперм являются вполне сформированными (рис. 4 и 5) [1]. У *N. longiflora* 2 *n* через 5 дней после самоопыления яйцеклетка остается неразделившейся,

[1] При сходной картине развития и формирования зародышей эти два вида сильно различаются скоростью роста зародыша на разных стадиях, что видно из диагр. 1. Если у *N. silvestris* начало развития сопровождается быстрым ростом с последующим замедлением, то у *N. tabacum* очень медленный рост зародыша вначале сменяется очень быстрым в конце развития.

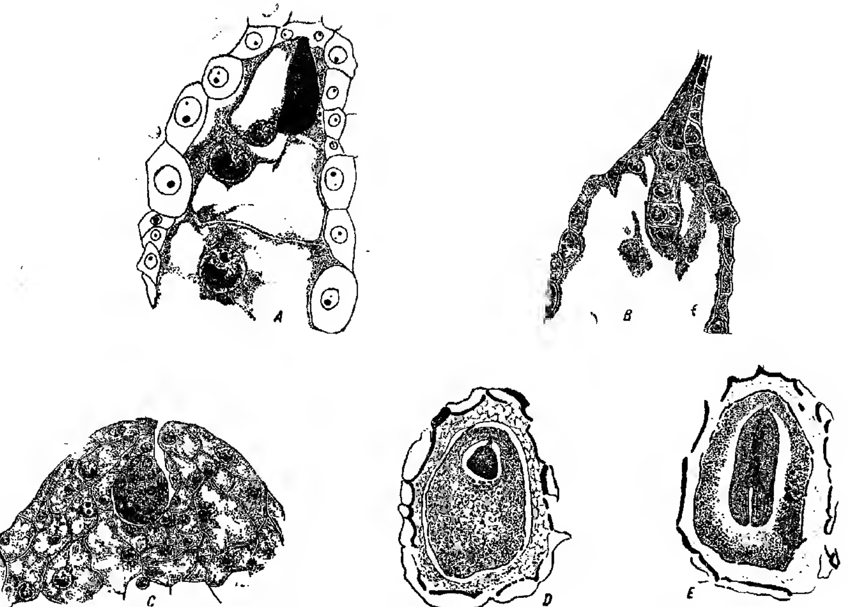


Рис. 3. Развитие зародыша и эндосперма у *N. glauca* через 5, 10, 15, 20 и 25 дней после самоопыления

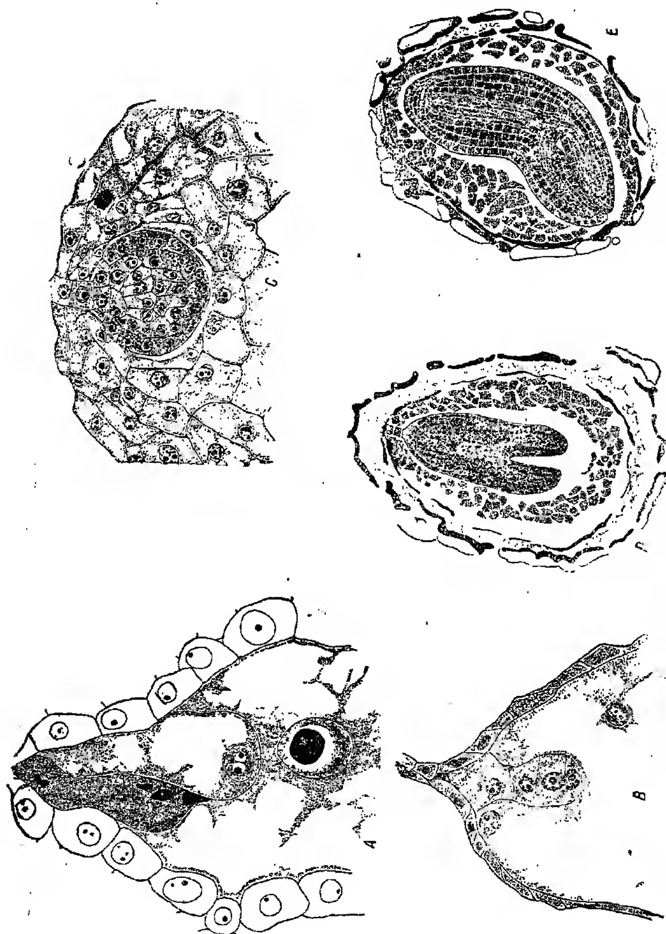


Рис. 4. Развитие зародыша и эндосперма у *N. tabacum* через 5, 10, 15, 20 и 25 дней после самоопыления



Рис. 5. Развитие зародыша и эндосперма у *N. silvestris* через 5, 10, 15, 20 и 25 дней после самоопыления

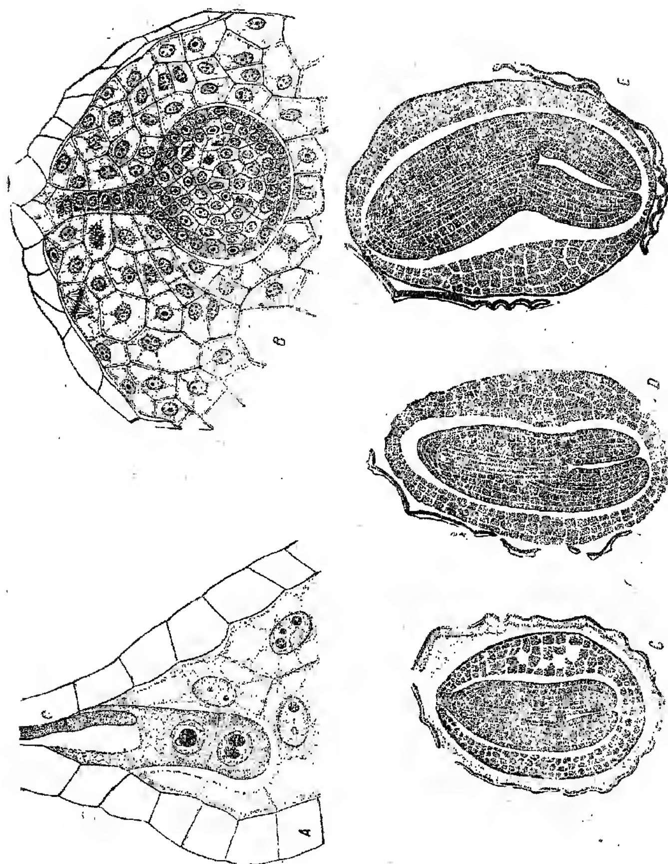


Рис. 6. Развитие зародыша и эндосперма у *N. rula* через 5, 10, 15, 20 и 25 дней после самоопыления

а эндосперм имеет несколько клеток; все последующее развитие протекает аналогично двум предыдущим видам. Развитие зародыша и эндосперма у *N. longiflora* 4 *n* протекает сходно с таковым у *N. longiflora* 2 *n*. *N. longiflora* 4 *n* так же, как и *N. rustica* 4 *n*, отличается частичной стерильностью вследствие нарушения правильности течения мейозиса. Семена и зародыши *N. longiflora* 4 *n* крупнее таковых у *N. longiflora* 2 *n*.

При самоопылении амфидиплоида *N. ruta* развитие зародыша и эндосперма по своим темпам приближается к таковому у сходной с ним по форме цветка *N. rustica*. Однако у *N. ruta* через 5 дней после самоопыления обнаружены двуклеточные зародыш и эндосперм, а не девятиклеточный зародыш и несколькоклеточный эндосперм, как у *N. rustica*. В остальные сроки темп развития зародыша и эндосперма у *N. ruta* приближается к таковому *N. rustica* (рис. 6).

При самоопылении амфидиплоида *N. ruta*, отличающегося цветками, промежуточными по форме между *N. rustica* и *N. paniculata*, темп развития зародыша и эндосперма сходен с таковым *N. paniculata*. Через 5 дней после самоопыления здесь обнаружены неразделившаяся яйцеклетка и несколькоклеточный эндосперм; через 10 дней — многоклеточные зародыш и эндосперм; через 15—20 дней зародыш и эндосперм являются вполне сформированными. Амфидиплоиды *N. ruta* и *N. rupa* характеризуются вполне нормальной плодовитостью и ведут себя как вполне установившиеся виды.

Итак, несмотря на имеющееся отклонение (*N. glauca*), в общем скорость образования и развития зародыша, а также эндосперма у видов рода *Nicotiana* связана с морфологией цветка: у видов с короткими пестиком и трубочкой венчика, с некрупными цветками (как, напр., *N. rustica*; *N. paniculata*, *N. ruta* и *N. rupa*) зародыш и эндосперм развиваются быстрее, чем у видов с длинными пестиком и трубочкой венчика, с крупными цветками (как, напр., *N. tabacum*, *N. silvestris* и *N. longiflora*).

На примере межвидовых скрещиваний роде *Nicotiana* ясно видно, что морфология цветка имеет немаловажное значение при скрещивании различных видов между собой. Причина нескрещиваемости ряда видов находится в тесной связи с несоответствием в морфологии цветков скрещивающихся видов. В роде *Nicotiana* скрещивания лучше удаются, если виды имеют сходные по морфологии цветки, т. е. если скрещиваются короткопестичные виды с короткопестичными, а длиннопестичные — с длиннопестичными. При скрещивании видов с короткими пестиком и трубочкой венчика и видов с длинными пестиком и трубочкой венчика скрещивания удаются легче и развитие зародыша идет быстрее и нормальнее, чем при обратном скрещивании. В ряде случаев скрещивания видов с длинными пестиком и трубочкой венчика и видов с короткими пестиком и трубочкой венчика, подобные *N. tabacum* × *N. rustica*, *N. silvestris* × *N. paniculata* и *N. silvestris* × *N. rustica*, не удаются вовсе вследствие того, что пыльцевые трубки не достигают зародышевого мешка, оплодотворение не происходит, зародыш и эндосперм не развиваются. У видов рода *Nicotiana* с короткими пестиком и трубочкой венчика пыльца при прорастании своем образует более короткие пыльцевые трубки с более медленным темпом роста, чем у видов с длинными пестиком и трубочкой венчика, в результате чего пыльцевые трубки короткопестичных цветков либо совсем не достигают семяпочки длиннопестичных цветков, либо достигают ее с более или менее значительным запозданием. Иными словами, величина промежутка времени от опыления до оплодотворения зависит не только от длины пути, по которому должна пройти растущая пыльцевая трубка, но и от способности последней расти с той или иной скоростью. Для доказательства этого положения достаточно сравнить начальные стадии скрещиваний *N. silvestris* × *N. glutinosa*, *N. silvestris* × *N. tabacum*, *N. silvestris* × *N. silvestris*. При скрещивании длинно-

пестичной *N. silvestris* с короткопестичной *N. glutinosa* на 5-й день после опыления еще не наблюдается даже оплодотворения, поэтому двуклеточный зародыш возникает только на 15-й день. Опыление *N. silvestris* пыльцой также длиннопестичной *N. tabacum* приводит к тому, что на 5-й день после опыления в 97.71% исследованных семяпочек наблюдалось наличие оплодотворения. При опылении *N. silvestris* × *N. silvestris* на 5-й день после опыления не только наблюдалось оплодотворение во всех семяпочках, но в 17.64% случаев и образование двуклеточного зародыша.

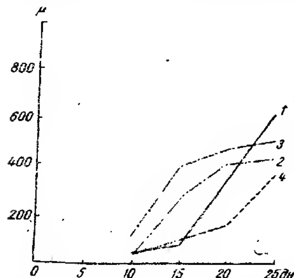
Таким образом, пыльцевые трубки *N. silvestris*, отличающиеся наибольшей длиной и наиболее быстрым темпом роста, быстрее достигают яйцеклетки *N. silvestris* и раньше производят оплодотворение, чем пыльцевые трубки *N. tabacum* и особенно *N. glutinosa*, отличающиеся меньшей длиной и менее быстрым темпом роста.

Для исхода скрещивания разных видов *Nicotiana* между собой, как и видов других родов, еще большее значение, чем морфология цветков имеют генетические, физиологические и биохимические особенности скрещивающихся видов. Для успешного скрещивания необходимо, чтобы скрещивающиеся виды были бы генетически не слишком отдаленными друг от друга. Род *Nicotiana* очень полиморфен. Систематики разбивают его на ряд секций. Исследованные нами виды относятся к трем секциям: *Tomentosa*, *Paniculata* и *Suaveolens*. К первой секции относятся следующие виды: *N. tabacum*, *N. silvestris* и *N. glutinosa*. Ко второй — *N. paniculata*, *N. glauca* и *N. rustica*. К третьей — *N. longiflora*. В пределах секции виды в большинстве случаев скрещиваются легко, виды разных секций скрещиваются менее легко, а иногда и совсем не скрещиваются. Так, например, скрещивания *N. tabacum* (48) × *N. glauca* (24) и обратно — *N. tabacum* (48) × *N. glutinosa* (24), *N. glutinosa* (24) × *N. rustica* (48), *N. paniculata* (24) × *N. glutinosa* (24), *N. paniculata* (24) × *N. silvestris* (24), *N. rustica* (48) × *N. tabacum* (48) удаются с трудом; скрещивания *N. rustica* (48) × *N. glutinosa* (24), *N. glauca* (24) × *N. paniculata* (24), *N. glauca* (24) × *N. glutinosa* (24) не удаются вовсе. Во всех этих случаях нескрещиваемость и трудная скрещиваемость не столько зависят от соотношения чисел хромосом и морфологии цветка, так как во многих из этих скрещиваний по обоим признакам скрещивающиеся виды сходны друг с другом, сколько от генетической отдаленности и физиологической обособленности этих видов. Даже в пределах одной и той же секции не все виды генетически одинаково близки друг другу, вследствие чего и в пределах одной и той же секции виды иногда с трудом скрещиваются или даже вовсе не скрещиваются друг с другом. Так, например, скрещивания *N. tabacum* (48) × *N. glutinosa* (24), *N. glutinosa* (24) × *N. silvestris* (24) удаются с трудом; скрещивания *N. silvestris* (24) × *N. glutinosa* (24), *N. glauca* (24) × *N. paniculata* (24) не удаются совсем.

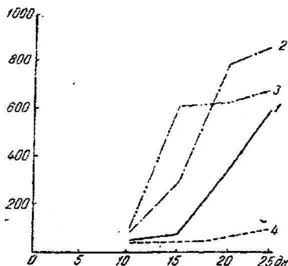
Разные исследователи считают, что такие представители секции *Paniculata*, как *N. paniculata* и *N. rustica*, генетически родственны друг другу и далеки от *N. glauca*. Предполагают даже, что *N. rustica* произошла от скрещивания *N. undulata* × *N. paniculata*. *N. paniculata* и *N. rustica* легко скрещиваются друг с другом и трудно с *N. glauca*. Что касается секции Tomentosa, то некоторые исследователи считают, что такие виды этой секции как *N. tabacum* и *N. silvestris* генетически родственны друг другу и далеки от *N. glutinosa*. Предполагают даже, что *N. tabacum* произошла от скрещивания *N. silvestris* × *N. tomentosiformis*. *N. tabacum* и *N. silvestris* легко скрещиваются друг с другом и трудно или вовсе не скрещиваются с *N. glutinosa*.

Как уже отмечено выше, по мнению ряда исследователей в вопросе скрещиваемости и нескрещиваемости видов немаловажную роль играет соотношение чисел хромосом обоих родителей, причем принято считать, что скрещивания одинаковохромосомных видов удаются легче, чем разнохромосомных, и что в случае разнохромосомных родителей скрещи-

вания удаются легче, если мать имеет большее число хромосом, чем отец. В исследованных нами комбинациях наблюдались случаи, когда скрещивание одинаковохромосомных видов [напр., *N. glutinosa* (24) × *N. silvestris* (24), *N. silvestris* (24) × *N. glutinosa* (24), *N. paniculata* (24) × × *N. silvestris* (24), *N. silvestris* (24) × *N. paniculata* (24), *N. rustica* (48) × *N. tabacum* (48), *N. tabacum* (48) × *N. rustica* (48), *N. glauca* (24) × × *N. glutinosa* (24) и *N. glauca* (24) × *N. paniculata* (24)] удавались с трудом или вовсе не удавались. Наблюдались нами также и такие случаи, когда скрещивание удавалось легче, если отцовское растение было мно-



Диагр. 2. *1* — *N. tabacum*, *2* — *N. silvestris*, *3* — *N. tabacum* × *N. silvestris*, *4* — *N. silvestris* × *N. tabacum*



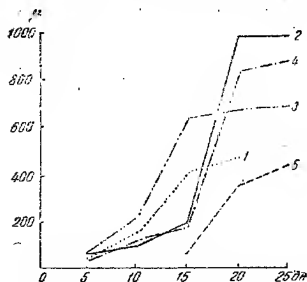
Диагр. 3. *1*—*N. tabacum*, *2*—*N. ruta*, *3* — *N. ruta* × *N. tabacum*, *4* — *N. tabacum* × *N. ruta*

гохромосомным, а материнское — малохромосомным. Так, например, скрещивания *N. paniculata* (24) × *N. tabacum* (48), *N. glutinosa* (24) × × *N. rustica* (48), *N. rustica* (48) × *N. ruta* (96), *N. paniculata* 2*n* (24) × × *N. glauca* 4 *n* (48) идут успешнее, чем обратные. Наши наблюдения указывают на то, что благоприятные соотношения чисел хромосом скрещивающихся видов далеко не всегда обеспечивают успешное скрещивание. Мы приходим к заключению, что распространенное среди многих исследователей представление о том, что скрещивания лучше удаются, если материнское растение является многохромосомным, а отцовское малохромосомным, — во многих случаях не оправдывается.

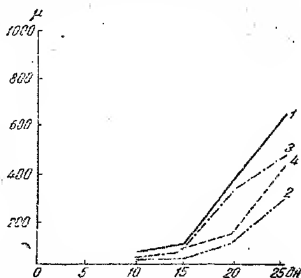
Кроме чистых видов, амфидиплоидов и автотетраплоидов, нами был изучен эмбриогенез при различных комбинациях межвидовых скрещиваний в роде *Nicotiana*. Для удобства рассмотрения все исследованные нами комбинации скрещиваний расположены нами в следующие четыре группы: 1) скрещивание разнопестичных и разнохромосомных видов, 2) скрещивание одинаковопестичных, но разнохромосомных видов, 3) скрещивание разнопестичных, но одинаковохромосомных видов, 4) скрещивание одинаковопестичных и одинаковохромосомных видов.

В скрещиваниях первой группы, отличающейся разными пестиками и разными числами хромосом, развитие зародыша и эндосперма обычно идет лучше и быстрее в тех случаях, когда материнское растение имеет более короткий пестик, чем отцовское, независимо от того, является ли последнее малохромосомным или многохромосомным (диагр. 2, 3, 5 и 6). При скрещивании *N. tabacum* × *N. silvestris* развитие гибридных зародыша и эндосперма идет быстрее, чем у обоих родителей (рис. 7). Через 5 дней после опыления здесь были обнаружены неразделившаяся яйцеклетка и несколько клеток эндосперма; через 10 дней — многоклеточные зародыш и эндосперм; через 15 дней у зародыша хорошо были выражены семядоли; через 20—25 дней зародыш был вполне сформирован.

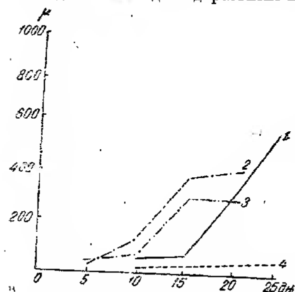
При обратном скрещивании (рис. 8) (*N. silvestris* × *N. tabacum*) развитие зародыша и эндосперма идет несколько медленнее, чем при прямом скрещивании и чем у обоих родителей. Через 5 дней после опыления здесь были обнаружены неразделившаяся яйцеклетка и ядро эндосперма; через 10 дней — двуклеточный зародыш и четырехклеточный эндосперм; через 15 дней — многоклеточные зародыш и эндосперм; через 25 дней зародыш оказался вполне сформированным. При этом скрещивании наблюдались иногда недоразвитие и дегенерация зародыша и эндосперма.



Диагр. 4. 1 — *N. paniculata*, 2 — *N. rustica*, 3 — *N. rupa*, 4 — *N. rustica* × × *N. paniculata*, 5 — *N. paniculata* × × *N. rustica*



Диагр. 5. 1 — *N. tabacum*, 2—*N. glauca*, 3 — *N. tabacum* × *N. glauca*, 4 — *N. glauca* × *N. tabacum*



Диагр. 6. 1 — *N. tabacum*, 2 — *N. paniculata*, 3 — *N. paniculata* × *N. tabacum*, 4 — *N. tabacum* × *N. paniculata*

Скрещивание *N. tabacum* × *N. paniculata* осуществляется с большим трудом несмотря на то, что материнское растение имеет большее число хромосом. Развитие зародыша и эндосперма здесь идет медленнее, чем при обратном скрещивании; кроме того, они часто дегенерируют на разных стадиях развития, благодаря чему до полного сформирования доходят лишь весьма немногие из них. При скрещивании *N. tabacum* × *N. paniculata* через 5 дней после опыления яйцеклетка остается неразделившейся, в то время как эндосперм образует несколько клеток; через 15 дней образуются многоклеточные зародыш и эндосперм; через 20 дней намечаются семядоли; через 25 дней зародыш вполне сформировая. При обратном скрещивании, которое, как и следовало ожидать, осуществляется легче и быстрее, так как при этом скрещивании мать является короткопестичной, а отец — длиннопестичным, через 5 дней после опыления образуется четырехклеточный зародыш и несколькоклеточный эндосперм; через 10 дней — многоклеточные зародыш и эндосперм; через 15 дней у зародыша образуются семядоли; через 20 дней зародыш и эндосперм вполне сформированы.

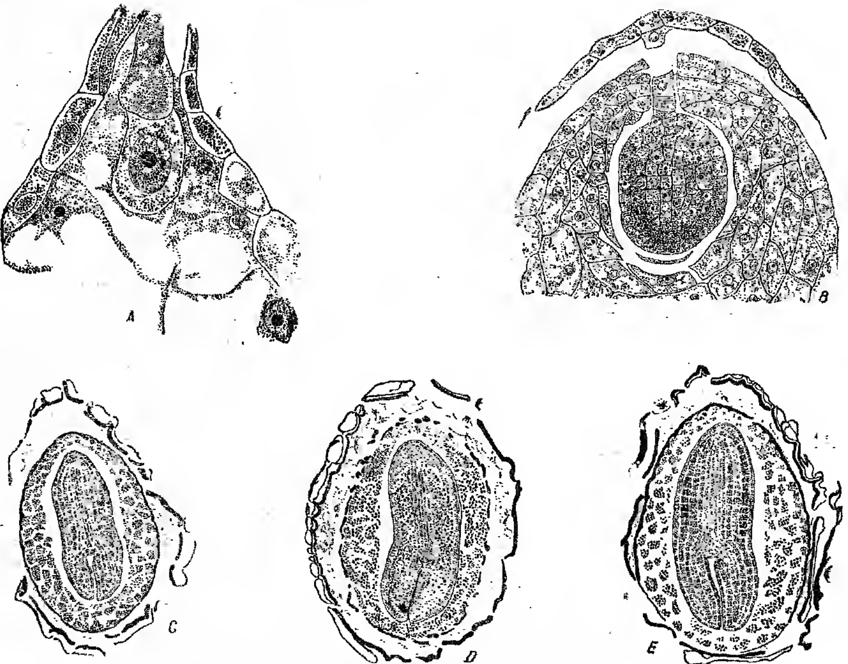


Рис. 7. Развитие зародыша и эндосперма через 5, 10, 15, 20 и 25 дней после опыления *N. tabacum* × *N. silvestris*

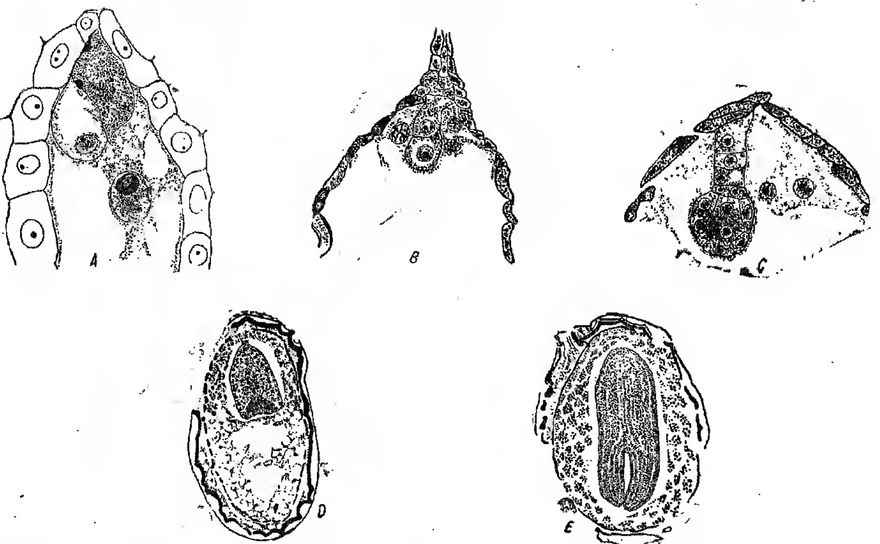


Рис. 8. Развитие зародыша и эндосперма через 5, 10, 15, 20 и 25 дней после опыления *N. silvestris* × *N. tabacum*

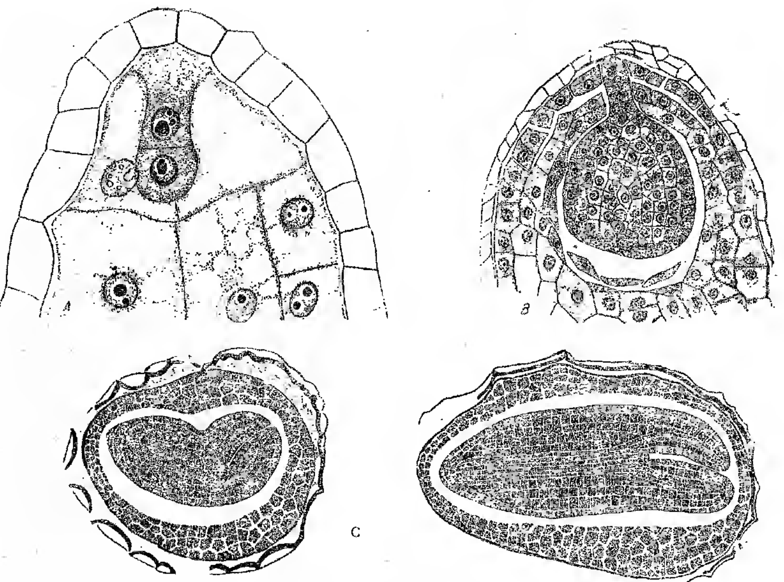


Рис. 9. Развитие зародыша и эндосперма через 5, 10, 15 и 20 дней после опыления *N. ruta* × *N. tabacum*

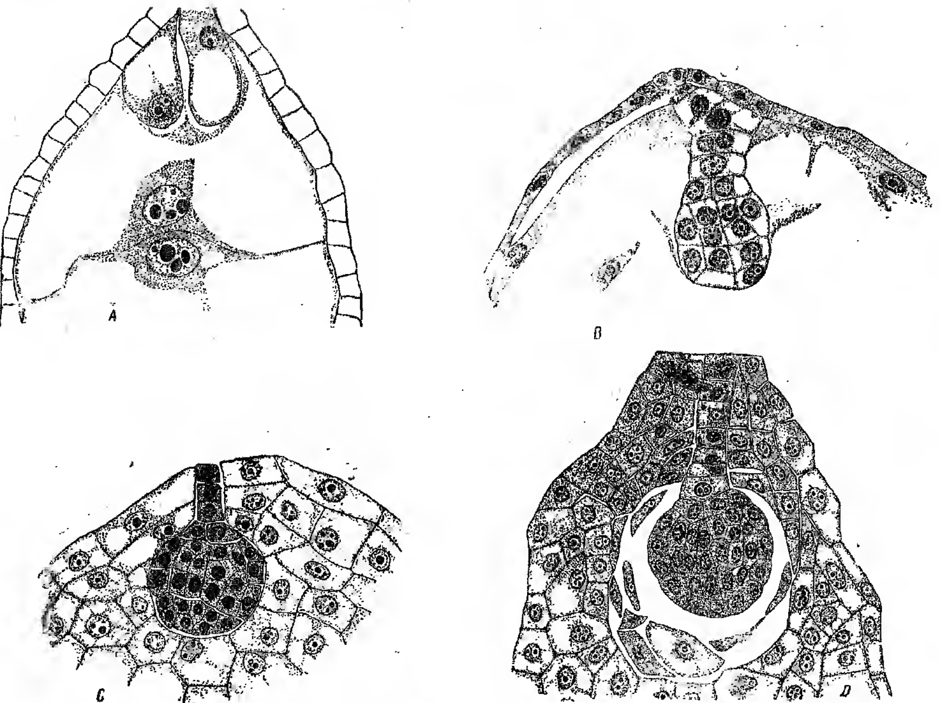


Рис. 10. Развитие зародыша и эндосперма через 5, 10, 15 и 20 дней после опыления *N. tabacum* × *N. ruto*

Скрещивание *N. tabacum* × *N. glutinosa* удается с трудом, так как во многих случаях зародыш и эндосперм дегенерируют. Через 10 дней после опыления были обнаружены двуклеточный зародыш и несколькоклеточный эндосперм; через 15 дней — многоклеточные зародыш и эндосперм; через 25 дней — вполне сформированные зародыш и эндосперм. Обратное скрещивание не удается вовсе. Предполагают, как нами отмечено выше, что *N. tabacum* и *N. glutinosa* генетически далеки друг от друга. Кроме того, цветок *N. tabacum* — длиннопестичный, а *N. glutinosa* — короткопестичный. Отдаленностью генетической природы и различием морфологии цветков обоих видов объясняется, повидимому, трудная скрещиваемость их и притом лишь в одном направлении.

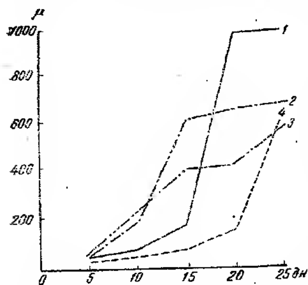
При скрещивании *N. ruta* × *N. tabacum* через 5 дней после опыления образуется двуклеточный зародыш и несколькоклеточный эндосперм; через 10 дней — многоклеточные зародыш и эндосперм; через 15 дней у зародыша образуются семядоли; через 20—25 дней зародыш и эндосперм являются вполне сформированными (рис. 9). При этом скрещивании изредка встречаются недоразвитые и дегенерирующие зародыш и эндосперм. При обратном скрещивании вполне сформированных зародыша и эндосперма обнаружить не удалось, самое большее — зародыш достигает здесь шарообразной формы. Через 5 дней после опыления *N. tabacum* × *N. ruta* были обнаружены неразделившаяся яйцеклетка и две клетки эндосперма; через 15 дней — многоклеточные зародыш и эндосперм, причем первый имел форму шарика; на такой же степени развития зародыш и эндосперм оставались и на 20—25-й день (рис. 10). При этой комбинации скрещивания очень часто встречаются недоразвитые, дегенерирующие зародыш и эндосперм. Кроме того, как отклонение от нормы, здесь было констатировано образование двух зародышей в одном и том же зародышевом мешке (случай полиэмбрионии). Неудача скрещивания *N. tabacum* × *N. ruta*, повидимому, объясняется главным образом тем, что в этой комбинации скрещивания длиннопестичный вид *N. tabacum* опыляется пыльцой короткопестичного *N. ruta*.

Итак, скрещивания первой группы обычно идут успешнее, если мать имеет более короткий пестик, чем отец, хотя и с меньшим числом хромосом, что четко иллюстрируется скрещиванием *N. paniculata* (24) × *N. tabacum* (48), которое идет гораздо лучше, чем прямое. Однако из этого правила имеется исключение: скрещивание *N. glauca* (24) × *N. tabacum* (48), которое идет не лучше обратного, как следовало бы ожидать, так как при этом короткопестичная мать скрещивается с длиннопестичным отцом, а почти так же или немного замедленнее, чем прямое (диагр. 5). Правда, *N. glauca* имеет меньшее число хромосом, чем *N. tabacum*, вследствие чего некоторые исследователи могли бы приписать замедленное развитие зародыша и эндосперма при этой комбинации скрещивания неблагоприятному соотношению чисел хромосом. Однако вряд ли это может быть убедительным, так как при скрещивании *N. paniculata* × × *N. tabacum* мы имеем те же соотношения чисел хромосом и типов цветка, а тем не менее это скрещивание идет лучше и быстрее, чем прямое. Вернее предположить, что для успеха скрещивания признак морфологии цветка, как и другие признаки, имеет относительное значение.

Скрещивания во второй группе, отличающейся сходными пестиками и разными числами хромосом, обычно лучше удаются, если материнское растение имеет большее число хромосом, чем отцовское. Скрещивание *N. rustica* $2n$ × *N. paniculata* протекает успешнее, чем обратное (диагр. 4). При скрещивании *N. rustica* × *N. paniculata* через 5 дней после опыления образуется двуклеточный зародыш и несколькоклеточный эндосперм; через 10 дней — многоклеточные зародыш и эндосперм; через 15 дней у зародыша намечаются семядоли; через 20 дней зародыш и эндосперм являются вполне сформированными. При этой комбинации скрещивания изредка наблюдается дегенерация недоразвитых зародыша и

эндосперма. При обратном скрещивании развитие зародыша и эндосперма происходит медленнее и с бо́льшим трудом, чем при прямом скрещивании, причем часто наблюдается дегенерация зародыша и эндосперма на разных стадиях развития и даже полное отсутствие образования эндосперма. Через 15 дней после опыления *N. paniculata* пыльцой *N. rustica* зародыш хотя и является многоклеточным, но намека на образование у него семядолей в это время не наблюдается. Вполне сформированный зародыш был обнаружен через 25 дней после опыления.

Развитие зародыша и эндосперма при скрещивании *N. rustica* × × *N. rupa* идет быстрее и успешнее, чем при обратной комбинации (диагр. 7). Через 10 дней после опыления *N. rustica* × *N. rupa* у зародыша уже намечаются семядоли, а через 20 дней зародыш и эндосперм являются вполне сформированными. При обратном скрещивании (*N. rupa* × *N. rustica*) зародыш и эндосперм развиваются очень медленно: через 10—15 дней после опыления зародыш и эндосперм хотя и являются многоклеточными, но у зародыша не наблюдается никаких намеков на образование семядолей, он имеет шарообразную форму. Кроме того, большое количество зародышей при этой комбинации скрещивания дегенерирует. Те немногие зародыши, которые при этом скрещивании образуются, через 25 дней достигают полного развития.



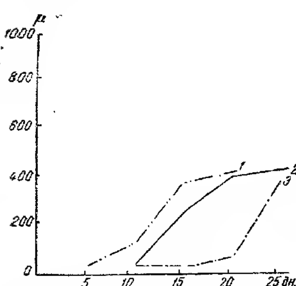
Диагр. 7. *1* — *N. rustica*, *2* — *N. rupa*, *3* — *N. rustica* × *N. rupa*, *4* — *N. rupa* × × *N. rustica*

Скрещивание *N. ruta* × *N. rustica* удается хуже, чем обратное. При скрещивании *N. ruta* × × *N. rustica* через 5 дней после самоопыления образуется четырехклеточный зародыш и несколькоклеточный эндосперм; через 15 дней зародыш имеет семядоли; через 20—25 дней зародыш и эндосперм являются вполне сформированными. При обратном скрещивании первые стадии развития зародыша протекают быстрее, чем при прямом скрещивании, так как через 5 дней после опыления здесь были уже обнаружены многоклеточные зародыш и эндосперм; однако последующие стадии протекают сходно с таковыми в прямом скрещивании.

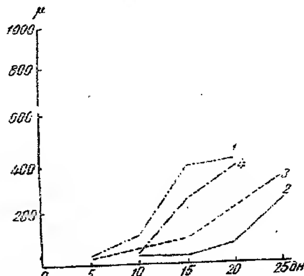
Итак, скрещивания второй группы обычно лучше удаются, если при одинаковой морфологии цветка (оба скрещивающиеся вида короткопестичные) мать имеет большее число хромосом, чем отец. Однако и здесь имеется исключение, что указывает на относительность значения признака числовых соотношений хромосом скрещивающихся видов для успешного протекания скрещивания. Скрещивание N. *rustica* (48) × × *N. rupa* (96), при котором мать имеет меньшее число хромосом, чем отец, идет успешнее, чем прямое.

В третьей группе при скрещивании одинаковохромосомных разнопестичных видов между собой скрещивание идет успешнее, если мать является короткопестичной, а отец — длиннопестичным. При скрещивании *N. paniculata* × *N. silvestris* через 10 дней после опыления образуются многоклеточные зародыш и эндосперм; через 25 дней зародыш и эндосперм вполне сформированы (диагр. 8). В этом скрещивании зародыш и эндосперм нередко дегенерируют, что затрудняет успех скрещивания, однако оно все же осуществляется, в то время как обратное скрещивание вовсе не удается.

Скрещивание *N. glutinosa* × *N. silvestris* идет с трудом. При этом скрещивании через 10 дней после опыления обнаружены многоклеточные зародыш и эндосперм; через 20 дней зародыш имеет семядоли, через 25 дней дней зародыш вполне сформирован. При обратном скрещивании, которое не увенчивается успехом, развитие зародыша и эндосперма сильно запаздывает. Многоклеточные зародыш и эндосперм здесь были обнаружены лишь через 20 дней после опыления, причем зародыш развивался лишь до недифференцированной многоклеточной массы шарообразной формы; более поздних стадий не обнаружено.



Диагр. 8. *1 — N. paniculata*, *2 — N. silvestris*, *3—N. paniculata* × *N. silvestris*. Скрещивание *N. silvestris* × *N. paniculata* не удается



Диагр. 9. *1 — N. paniculata*, *2 — N. glauca*, *3 — N. paniculata* × *N. glauca* 2 *n*, *4 — N. paniculata* × *N. glauca* 4 *n*. Скрещивание *N. glauca* × *N. paniculata* не удается

В четвертой группе при скрещивании видов, одинаковых по морфологии цветков и по числу хромосом, тем не менее скрещивание иногда идет более успешно в одном направлении, чем в другом. Скрещивание *N. paniculata* 2 *n* × *N. glauca* 2 *n* удается, причем протекает следующим образом: через 5 дней после опыления образуются двуклеточный зародыш и несколькоядерный эндосперм; через 10 дней у зародыша намечаются семядоли; через 25 дней зародыш и эндосперм достигают полного развития. Здесь небезинтересно будет отметить, что при удвоении числа хромосом у *N. glauca* и опылении пыльцой *N. glauca* 4 *n* развитие зародыша и эндосперма идет несколько быстрее, чем при опылении *N. paniculata* 2 *n* пыльцой *N. glauca* 2 *n* (диагр. 9) [1]. Через 10 дней после опыления здесь образуются многоклеточные зародыш и эндосперм; через 15 дней у зародыша намечаются семядоли; через 20 дней зародыш и эндосперм являются вполне сформированными.

Скрещивание *N. glauca* 2 *n* × *N. paniculata* 2 *n* не удается. Неудача этого скрещивания не стоит в связи с морфологией цветка и числом хромосом, так как они здесь одинаковы, а объясняется скорее генетической отдаленностью этих видов, хотя их и относят к одной и той же секции рода.

Таким образом, мы видим, что при межвидовых скрещиваниях в роде *Nicotiana*, особенно не удающихся и трудно удающихся, наблюдаются

---

[1] Диагр. 9 показывает, что прибавление лишнего генома *N. glauca* не только не приближает характер кривой к *glauca*, но, наоборот, кривая роста гибрида сильно походит на кривую, характеризующую *N. paniculata*. Так же увеличение числа хромосом не приводит здесь к замедлению развития и затруднению его.

замедленное развитие и дегенерация зародыша и эндосперма на разных стадиях развития, причем характер этой дегенерации различен.

В одних случаях наблюдается разрастание нуцеллюса: нуцеллюс становится многослойным, оболочки клеток его уплотняются. По мере своего разрастания и уплотнения оболочек клеток нуцеллюс замуровывает зародыш и эндосперм, изолируя их от притока питательных веществ из халазальной части семяпочки, вследствие чего зародыш и эндосперм останавливаются в своем развитии и постепенно дегенерируют.

В других случаях нуцеллюс не становится многослойным, оболочки клеток его не уплотняются, тем не менее зародыш и эндосперм недоразвиваются и дегенерируют на стадии небольшого числа клеток.

В третьих случаях нуцеллюс не разрастается, оболочки его клеток не уплотняются, но зародыш, благодаря беспорядочному делению клеток, принимает вид бесформенной многоклеточной массы, без признаков дифференциации на разные органы. Эндосперм при этом либо представлен небольшим числом клеток, либо совсем отсутствует.

В ряде случаев при межвидовой гибридизации в роде *Nicotiana* многие семяпочки остаются неоплодотворенными и рано дегенерируют, причем наиболее быстро и полно дегенерирует зародышевый мешок со всеми своими элементами, представляя собой недифференцированный, сильно красящийся тяж разрушенных клеток и ядер.

Выводы

На основании исследования чистых видов, полиплоидов, и межвидовых гибридов в роде *Nicotiana* мы приходим к следующему:

1. При общем сходстве в развитии зародыша и эндосперма у видов *Nicotiana*, укладывающемся в среднем в 25 дней, каждый из вышеупомянутых видов характеризуется своими темпами развития, величиной зародыша и семени, причем эта специфичность в большинстве случаев более или менее тесно связана с морфологией цветка и обусловлена генетической природой вида.

2. Амфидиплоиды *N. ruta* и *N. rupa* характеризуются нормальной плодовитостью и ведут себя как вполне установившиеся виды. Развитие зародыша и эндосперма у *N. ruta* по своему темпу приближается к таковому у сходной с ним по форме цветка *N. rustica*. Темп развития зародыша и эндосперма у *N. rupa*, отличающейся цветками, сходными с N. *paniculata*, сходен с таковым *N. paniculata*.

3. Развитие зародыша и эндосперма у автотетраплоидов в роде *Nicotiana* в одних случаях (*N. rustica*) идет несколько медленнее, чем у соответствующих диплоидных видов, в других (*N. longiflora*) сходно с таковым у соответствующих диплоидных видов. Автотетраплоиды отличаются от 2 *n* частичной стерильностью, вследствие нарушения правильности течения мейозиса при образовании пыльцы и зародышевого мешка, а также бо́льшими размерами семян и зародышей.

4. При различных комбинациях межвидовых скрещиваний в роде *Nicotiana* развитие зародыша и эндосперма происходит различно. При одних комбинациях межвидовых скрещиваний развитие гибридных зародыша и эндосперма протекает почти так же, как при самоопылении у родительских видов; при других оно происходит значительно медленнее, причем гибридные зародыш и эндосперм нередко выглядят ненормально и отмирают на более или менее ранних стадиях развития; при третьих — оно идет быстрее, чем у родителей.

5. Успех скрещивания в гораздо меньшей степени зависит от количественных соотношений чисел хромосом, чем от генетических, физиологических, биохимических и морфологических особенностей скрещивающихся видов.

6. Анализ произведенных скрещиваний не позволяет считать универ-

-сальным то положение, что при скрещивании разнохромосомных видов оно идет успешнее, если материнское растение имеет большее число хромосом, чем отцовское, так как в ряде случаев гибридизация идет успешнее при обратной комбинации и так как одинаково хромосомные виды обнаруживают иногда различный успех скрещивания в зависимости от его направления.

7. Морфологические особенности цветка скрещивающихся видов *Nicotiana* безусловно отражаются на успехе скрещивания и скорости развития гибридных зародыша и эндосперма, сдвигая сроки развития в сторону ускорения или замедления, соответственно короткому или длинному столбику материнского растения. При опылении короткопестичных цветков длиннопестичными развитие зародыша и эндосперма идет быстрее, чем в обратной комбинации.

8. Пыльцевые трубки видов рода *Nicotiana* с длинными пестиками как в своих собственных, так и в чуждых пестиках растут гораздо быстрее и являются более длинными, чем пыльцевые трубки видов с короткими пестиками. Поэтому при скрещивании разнопестичных видов между собой скрещивание удается лучше, если мать имеет более короткий пестик, чем отец; в обратных случаях скрещивания удаются с большим трудом или вовсе не удаются.

При опылении *N. rustica* ($2n = 48$, пестик длиной 10—12 мм) пыльцой *N. tabacum* ($2n = 48$, пестик длиной 34—42 мм) зародыш, а также эндосперм образуются и гибриды получаются, в то время как при обратном скрещивании зародыш и эндосперм не образуются, гибриды не получаются, так как пыльцевые трубки не достигают семяпочки, вследствие медленного темпа роста, а также незначительной по сравнению с пестиком длины, и не производят оплодотворения. Следовательно, при межвидовой гибридизации в роде *Nicotiana* короткопестичные виды должны преимущественно использоваться в качестве материнских растений.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Поддубная-Арнольди В. А., Межвидовая гибридизация в роде *Taraxacum*. Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., Отд. биологии, т. XLVIII (5—6), 1939.— [2] Kihara H. a. Nishijama J., Different compatibility in reciprocal crosses of Avena with special reference to tetraploid hybride between hexaploid and diploid species, Japanese Journ. of Bot., v. VI, No. 2, 1932. — [3] Müntzing A., Über Chromosomenvermehrung in Galeopsis-Kreuzungen und ihre phylogenetische Bedeutung, Hereditas, v. XIV, 1930. — [4] Müntzing A., Hybrid incompatibility and the origin of polyploidy, Hereditas, v. XVIII, No. 1—20, 1933.—[5] Müntzing A., New material and cross combinations in Galeopsis after Colchicininduced Chromosome doubling, Hereditas, v. XXVII, No. 1—2, 1941.—[6] Thompson W. P., Causes of differende in success of reciprocal interspecific crosses, Amer. Nat., v. 64, 1930.— [7] Wakakuwa S., Embryological studies on the different seed development in reciprocal interspecific crosses in wheat, Jap. Journ. Bot., v. 7, 1934. — [8] Watkins A. E., Genetic and cytological studies in wheat. III. Journ. of Genetics, v. 18, 1927. — [9] Watkins A. E., Hybrid sterility and incompatibility, Journ. of Genetics, v. XXV, 1932.

EMBRYOGENY IN INTERSPECIFIC HYBRIDS AND POLYPLOIDS OF THE GENUS NICOTIANA

V. A. Poddubnaia-Arnoldi and M. M. Lodkina

Summary

1. The development of the embryo and the endosperm in different species of *Nicotiana* proceeds in general in the same way and takes on an average 25 days. Nevertheless, each species is characterized by its particular rate of growth and size of the embryo and the seed, this specificness

being, in most cases, more or less closely connected with the morphology of the flower and conditioned by the genetical composit on of the species.

2. Amphidiploids of *N. ruta* and *N. rupa* are characterized by a normal fertility, and their behaviour is that of perfectly established species. The growth rate of the embryo and of the endosperm in *N. ruta* is about the same as in *N. rustica*, similar to *N. ruta* as to the shape of the flower. The growth rate of the embryo and the endosperm in *N. rupa* is similar to that of *N. paniculata*, whose flowers are like those of *N. rupa*.

3. The growth rate of the embryo and the endosperm in autotetraploids belonging to the genus *Nicotiana* is in certain cases (*N. rustica*) somewhat slower than in corresponding diploid species, while in other cases (*N. longiflora*) is the same as in the corresponding diploid species. Autotetraploids differ from diploids by (1) their partial sterility due to the disturbance of the regular course of meiosis in the process of the pollen and the embry o sac formation, and (2) by the large size of the seeds and the embryos.

4 With different combinations of interspecific crossings inside the genus *Nicotiana* the development of the embryo and the endosperm proceeds in different ways. In certain combinations the process of development of the hybrid embryos and endosperm is about the same as in self-fertilized parent species. In other combinations the growth rate is much slower, the hybrid embryo and endosperm look abnormal and die off on more or less early stages of development; in still other combinations the growth rate of hybrids excels that of the parent forms.

5. The success of crossing depends chiefly upon the genetical, physiological, biochemical and morphological peculiarities of the species crossed and, in a lesser degree, upon the quantitative ratio of the chromosome numbers.

6. The analysis of carried out crossings does not allow to accept as universal the statement that the crossing of species with different chromosome numbers is more successful in case the female parent has a higher number of chromosomes than the male parent. In many cases the crossing is more successful with an inverse combination. The success of crossing species with the same number of chromosomes sometimes also depends upon the direction of crossing.

7. The morphological peculiarities of the flowers of the crossed *Nicotiana* species undoubtedly influence the success of crossing and the growth rate of the hybrid embryo and endosperm. The growth rate increases in case the flower of the female parent has a short style and decreases in case it has a long one. If a short pistilled flower has been fertilized with the pollen of a long pistilled one, the growth rate of the embryo and the endosperm is higher than in case the fertilization has proceeded in the reverse direction.

8. Pollen tubes of the long pistilled *Nicotiana* species grow quicker and become longer both in their own and in strange pistiles than pollen tubes of the short pistilled species. Therefore, crossing species with different types of pistiles gives better results if the female parent has shorter pistiles than the male one. In case of inverse relationship crosses are either obtained with great difficulty or not obtained at all. Fertilization of *N. rustica* ($2n=48$, pistile 10—12 mm long) with pollen of *N. tabacum* ($2n=48$, pistile 34—42 mm long) leads to the formation of embryo and endosperm and to the production of hybrid plants, while in inverse crossing no embryo and endosperm are formed and no hybrid obtained because of pollen tubes being unable to attain and fertilize the ovule in consequence of their slow growth and insufficient length in comparison with the length of the pistile. Therefore, in interspecific hybridization short pistilled species should be used for preference as female parents.

Е. Г. Победимова

О БИОЛОГИИ ЦВЕТЕНИЯ ВИДОВ СЕКЦИИ *ANANDRIA* HOFFM. РОДА *GERBERA* GRON

(Получено 7. VII. 1945)

Во время неоднократных своих путешествий на Дальний Восток академик В. Л. Комаров обратил внимание на растение из семейства сложноцветных — *Gerbera anandria* (L.) Schultz Bip., которое ранней весной, до появления вполне развитой розетки листьев, цветет бело-розовыми цветами, затем, спустя длительный промежуток времени, к концу лета, в июле — августе, на нем появляются закрытые корзинки, раскрывающиеся только при плодоношении.

Желая ближе познакомиться с полным циклом развития у этого растения, В. Л. Комаров привез в 1930 г. несколько корневищ этого растения в экспериментально-морфологическую лабораторию-оранжерею Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии Наук СССР. До 1936 г., за шестилетний период развития этих растений в оранжерее, они цвели только закрытыми корзинками клейстогамного типа, весной у них не наблюдалось появления корзинок хазмогамного типа.

В связи с этим академик В. Л. Комаров поручил мне заняться культурой этого растения в различных условиях освещения по длительности и интенсивности и в различных температурных условиях в его экспериментально-морфологической лаборатории-оранжерее, а также проверить полный цикл развития растения от семени до семени.

Опыты велись в течение двух лет — 1937 и 1938 гг. Одновременно с опытами была просмотрена литература, касающаяся как систематики, так и биологии изучаемого растения.

Gerbera anandria была открыта в 1745 г. Зигесбеком [Siegesbeck in L. Amoen. I (1745) 161], бывшим в то время директором Ботанического сада Академии Наук в Санкт-Петербурге. Он первый наблюдал ее в фазе осеннего цветения и при исследовании цветов не нашел у нее тычинок. Чтобы отметить этот признак, который давал лишний аргумент в пользу развиваемой им теории антисексуальности у растений, он назвал его *Anandria*. Под этим наименованием семена этого растения были посланы от русских ботаников в Упсалу. Здесь один из учеников Линнея, Тюрзен (Tursen) наблюдал цветение этого вида и в цветах его нашел тычинки, вопреки Зигесбеку. Он написал диссертацию об этом растении. Загадкой оставался только способ опыления его при постоянно закрытых корзинках. Предполагаемое ветроопыление не могло иметь здесь места. Через три года после диссертации своего ученика Линней (Linnaeus. Hortus Upsalensis) приводит новые замечания по поводу *Anandria*. В основу различия весенней и осенней формы *Anandria* он кладет экологические условия; индивид, развивающийся на открытом воздухе, дает, по его мнению, форму с закрытыми корзинками осеннего типа, а экземпляр, пересаженный в цветочный горшок, в более сухую землю, и поставленный на солнце, развивает более короткие цветоносы, без прицветников, и цветы, похожие на маргаритку. Гмелин [Gmelin. Fl. sibir. II (1749) 143] обе формы, описанные Линнеем,* принимал за различные виды. Он повторял опыты Линнея и сажал растения с закрытыми корзинками

(клейстогамными) в более сухие и солнечные условия, но ничего, кроме тех же самых корзинок, не получал. Согласно своим наблюдениям в природе он считал, что оба растения с закрытыми и раскрывающимися корзинками обитают на сильно освещенных местах, но растения с раскрывающимися корзинками — в более влажных местах; таким образом, его мнение являлось противоположным таковому Линнея. Гмелин никогда не наблюдал оба растения вместе и считал, что они обитают в различных районах Сибири; на этом основании он счел нужным отнести их к различным видам. В этом мнении Гмелина вполне поддерживал Вильденов [Wildenow in L. Sp. pl. III (1800—1801) 1963]; растения с закрытыми корзинками он считал за *Tussilago anandria*, а с раскрывающимися — за *Tussilago lyrata*.

В 1822 г. Генри Кассини [H. Cassini in Dict. Sc. Not. (1822) 422], изучив на живом материале это растение, прежде всего пришел к заключению, что *Anandria* не может быть отнесена к роду *Tussilago*, так как *Tussilago* по своим морфологическим признакам принадлежит к трибе *Tussilagineis* (строением цветов и обертки), а *Anandria* к трибе *Mutisieae*. Кроме того, он наблюдал тычинки и пыльцу в пыльниках *Anandria* и считал, что сохранять такое наименование этого растения не следует. Он назвал этот род *Leibnitzia* и продолжал различать два вида: с клейстогамными корзинками — *L. cryptogama* и с хазмогамными — *L. phaenogama*. Позднее, в 1826 г. Шпренгель [Sprengel, Syst. Veget. III (1926) 504] различал их как *Chaptalia anandria* и *Ch. lyrata*.

В 1844 г. Шульц [Schultz Bip. Fl. XXVII (1844) 782] отнес *Anandria* к роду *Gerbera*, и под этим родовым наименованием наше растение фигурирует во всех более крупных поздних работах: у Гофмана [O. Hoffman in Engl. Pflanzenf. IV, V (1894) 345], у В. Л. Комарова [Фл. Маньчжур. III (1907) 762], в монографии азиатских видов рода *Gerbera* Бовера [Beauverd in Bull. Soc. Genev. 2 ser. II. (1910) 44], во флоре Японии [Makino and Nemoto, Flora of Japan (1931) 1234].

Род *Gerbera* тропический, он содержит около 59 видов, распространенных преимущественно в тропической Африке (Абиссиния, восточная Африка, Мадагаскар —33 вида) и в тропической и субтропической Азии (Китай, Гималаи, Малая Азия — около 26 видов). В Америке род *Gerbera* замещается родом *Chaptalia*.

Род *Gerbera*, повидимому, очень древний. Его ареал разорванный, пятнами занимающий остатки распавшейся Гондваны: Южная Африка, Мадагаскар, Гималаи, юго-восточная Азия. Тот же тип разорванного ареала повторяется и для некоторых отдельных видов рода, например для *Gerbera piloselloides*, встречающегося в восточной Африке, Абиссинии, Индии, Китае и на острове Тасмания. Бовер (l. c.) в своей монографии азиатских видов рода *Gerbera* делит род на шесть секций, в основу которых им положены различия в строении корзинок. Две наиболее обширные по числу видов секции *Eugerbera* и *Lasyopus* обладают корзинками с гетерогамными цветами, причем в первой краевые язычковые цветы однорядны, во второй двурядны. Бо́льшая часть представителей этих секций распространена в самом центре ареала рода: в южной Африке и на острове Мадагаскаре. Значительно меньшее число встречается в Азии; так, секция *Lasyopus* имеет в Азии всего только один вид. Время цветения видов этих секций — с ранней весны (март, апрель) и до поздней осени.

Для всех видов проверить это не удалось; для тех видов, которые хорошо представлены в Гербарии Ботанического института, это совершенно очевидно.

Три другие секции этого рода — *Uchtrizia*, *Berniera* и *Mutisiopsis* — обладают гомогамными или почти гомогамными корзинками. Они монотипные; в ареале рода две первые занимают северные окраины его, а именно: секция *Uchtrizia* располагается в Турецкой Армении, а секция *Berniera* — в Гималаях; только секция *Mutisiopsis* распространена в одной из

центральных точек ареала — Юннани. По скудному гербарию и литературному материалу, имеющемуся в гербарии Ботанического института, можно установить, что цветение видов этих секций происходит во вторую половину лета и осени.

Цветение вида *Gerbera Tananti* Franch., представителя секции *Mutisiopsis*, происходит весной,— в апреле.

Шестая секция *Anandria*, кроме *G. anandria*, содержит еще виды: *G. Kunzeana* A. Brow. et Aschers. и *G. ruficoma* Franch. Сюда же мы относим и новый вид, описанный Б. А. Федченко [Изв. Бот. Сада 15 (1915) 1—4],— *G. Knorringiana*. Все четыре вида этой секции, известные до сих пор, замечательны циклом своего развития: весной они развивают хазмогамные корзинки, в конце лета и осенью — клейстогамные, резко отличные друг от друга морфологически, как это оказалось у хорошо проверенного нами *Gerbera anandria*.

По литературе известно, что те же различия весенней и осенней формы установлены и проверены в культуре для *G. Kunzeana*, а у двух других видов, известных только по сборам в природе, обнаружено пока только по одной фазе развития: у *G. Knorringiana* — весенняя, в которой она и собрана в мае высоко в горах, и у *G. ruficoma* — осенняя, так как она собрана в октябре. Следует упомянуть, что та хазмогамная форма из Юннани, которая описана Бовером (l. c.) как *G. anandria* var. Bonatiana, по моему мнению, составленному на основании просмотра имеющегося у нас гербария, является весенней формой *G. ruficoma*. Последняя собрана тоже в Юннани и описана только по клейстогамным корзинкам. Не станем здесь останавливаться на вопросах систематики этого рода в целом, после обработки которого, несомненно, окажутся новые виды в Тибете и может быть в Японии. Это предмет особой статьи. Отметим лишь, что в восточной Азии наблюдается наибольшее разнообразие видов секции *Anandria*. Время цветения весенней фазы для *G. anandria*, как наиболее распространенного растения, легко установить по обширному гербарию, имеющемуся в Ботаническом институте Академии Наук; цветение происходит обычно в апреле. Осеннее цветение клейстогамными корзинками начинается в июле; *G. Kunzeana* в культуре цвела весной тоже в апреле, а в природе, вероятно, весеннее цветение происходит позднее, так как она обитает высоко в горах (2000—3500 м); прямых указаний на весенние даты по гербарию нет. В августе — октябре были собраны экземпляры этого вида уже с осенними корзинками или с облетевшими семенами. У обоих видов, как правило, весенние цветы были бесплодны, осенние клейстогамные корзинки плодоносили.

Кроме своеобразного цикла развития очень интересен и ареал видов секции *Anandria*. Наиболее распространенным видом является *G. anandria*, которая на север доходит до острова Сахалина, распространена по Дальнему Востоку, северо-восточной Монголии, преимущественно в горах Кентея, в Манчжурии, северных китайских провинциях (Чжили, Шандун, Ганьсу), Корее, Японии, в Тибете и Алашане. На всем этом обширном ареале вид варьирует и содержит, возможно, не один, а несколько видов. Остальные виды рода имеют ограниченные ареалы: *G. ruficoma* встречается только в Юннани, *G. Kunzeana* — в Гималаях, *G. Knorringiana* — в Тянь-Шане.

По характеру ареала близкие систематически виды, объединенные в секцию *Anandria*, следует рассматривать как очень древние, а ареал секции *Anandria* в прошлом покрывающим сплошь обширные промежутки между разрывами. В таком случае редкие местонахождения *G. Knorringiana*, *G. Kunzeana* вдали от общего ареала секции надлежит отнести к реликтовым местонахождениям вымирающих видов. Однако при изучении биологии и морфологии данной секции выяснилось, что виды, входящие в нее, мы застаем еще в процессе формообразования.

Так, наблюдения в культуре *G. anandria* показали, что этот вид образует цветы троякого типа:

1. Хазмогамные корзинки (рис. 1, *2*), которые образуются далеко не у всех сеянцев (их дают всего 1—2⁰/₀ экземпляров от всего количества сеянцев); в этих корзинках краевые цветы однополые, пестичные, язычковые (рис. 1, *3*); в начале цветения язычки белого цвета, по мере отцветания они розовеют. Серединные цветы — трубчатые, обоеполые с заворачивающимися краями околоцветника по мере отцветания, рыльце



Рис. 1. *Gerbera anandria* (L.) Schultz Bip. во время цветения хазмогамными цветами. *1* — общий вид растения, натур. вел.; *2* — общий вид корзинки с гетерогамными цветами, ув. × 3; *3* — пестичный язычковый цветок, ув. × 6; *4* — трубчатый цветок диска, ув. × 6; *5* — тот же цветок в разрезе, ув. × 10; *6* — отдельная тычинка, ув. × 10

слегка выставляется из трубки пыльников, пыльцы чрезвычайно мало (рис. 1, *5*). В культуре и при искусственном опылении в этих корзинках никогда не наблюдалось образования семян. Из одной розетки развивается не более 1—2 соцветий (рис. 1, *1*). Часто основная розетка при вегетативном размножении растения к следующей весне дополняется добавочными розетками, которые тоже развивают хазмогамные соцветия весною; поэтому один индивид дает более двух весенних соцветий одновременно, но каждая розетка производит не более 1—2 соцветий. Нередко отмеча-

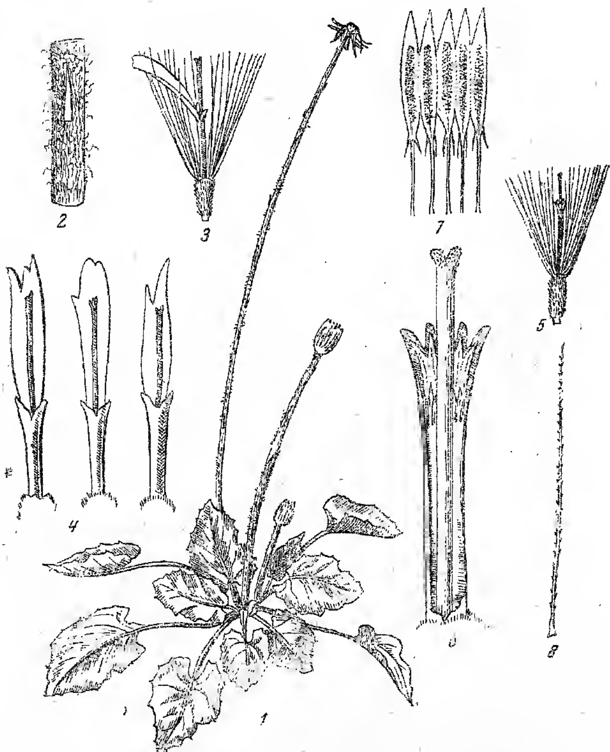


Рис. 2. *Gerbera anandria* (L.) Schultz Bip. с цветами переходного типа от хазмогамных к клейстогамным. *1* — общий вид растения, натур. вел.; *2* — отрезок цветоноса с прицветником, ув. × 5; *3* — краевой язычковый цветок, ув. × 4; *4* — язычковые цветки с варьирующей формой язычка, ув. × 7; *5* — трубчатый цветок диска, ув. × 4; *6* — тот же цветок в разрезе, ув. × 15; *7* — пыльники с пыльцой, ув. × 30; *8* — щетинка хохолка, ув. × 10

лись весной цветочные почки в розетке, которые, однако, дальше не развивались и засыхали в бутонах. Большинство опытных растений весной не переходило к репродуктивной стадии развития.

2. Корзинки переходного типа. Они развиваются на растениях с конца мая и почти до конца цветения в различном количестве. Это нераскрывающиеся, бесплодные корзинки (рис. 2). При анализе соцветий в них были обнаружены двоякие цветы: язычковые пестичные цветы с очень короткими пленчатыми неравнозубчатыми язычками (рис. 2, *4*) и трубчатые

цветы, очень схожие с трубчатыми цветами клейстогамных корзинок с тем только отличием, что пестик этих цветов значительно выдается из трубки цветка (рис. 2, *5*, *6*), тогда как у клейстогамных цветов пестик скрыт в трубке цветка (рис. 3, *7*). Попадаются переходные корзинки и с типичными для клейстогамных цветов трубчатыми цветами. В пыльниках этих цветов пыльцы значительно больше, чем в пыльниках хазмогамных цветов (рис. 2, *7*), однако эти корзинки обычно бывают бесплодны. Чаще они появляются на растениях почти сразу после цветения весенних хазмогамных цветов, но нередки случаи чередования их и с клейстогамными соцветиями.

3. Клейстогамные корзинки несут однородные трубчатые обоеполые цветы; рыльца этих цветов скрыты в трубке пыльников (рис. 3, *7*); пыльцы в пыльниках мало. Иногда в клейстогамных корзинках среди трубчатых цветов попадаются и язычковые с маленькими пленчатыми язычками, как у цветов переходного типа.

Таким образом, в онтогенетическом развитии *Gerbera anandria* ясен переход этого растения от цветения хазмогамными цветами, свойственными большинству тропических видов рода *Gerbera*, к цветению закрытыми клейстогамными корзинками. Переходы от одного типа корзинок к другому (некоторые из которых были описаны выше) еще сохранились и свидетельствуют о неоконченном, незавершенном процессе формообразования. О том, как мог происходить этот процесс, мы можем высказать здесь только несколько предположений, обоснованных изучением данного вида со стороны его биологии и морфологии.

Длинный день, чуждый климату тропиков, где находится центр развития данного рода, мог явиться могучим формообразующим фактором. Мы видим, что на протяжении многих тысячелетий жизни в умеренном климате с длинным днем *G. anandria* цветет только при коротком дне — или весной хазмогамными корзинками или в конце лета клейстогамными. В промежуток времени, когда преобладает длинный день (июнь — июль), мы находим *G. anandria* лишь в стадии розеток.

Кроме того, не менее важным фактором является, повидимому, и инсоляция. На примерах других растений (*Impatiens*, *Oxalis*) мы видим, что клейстогамные цветы появляются у них только тогда, когда они попадают в глубокую тень леса; повидимому, недостаток света и в связи с этим тепла вызывает такую форму закрытых цветов с редуцированными венчиками, самоопыляющихся по необходимости. Хазмогамные корзинки *G. anandria* с трубчатыми цветами и выставляющимся на них рыльцем в новых условиях умеренного климата потеряли способность к воспроизведению. Чтобы сохранить тепло, повидимому, недостающее цветам, обертки корзинок стали закрываться, венчики язычковых цветов редуцироваться; но трубчатые цветы сохраняются еще той же формы с выставляющимися из цветка рыльцами, и снова даже эти клейстогамные корзинки, названные в нашей статье переходными, не плодоносят. Наконец, мы встречаем более совершенно приспособленную форму цветов у *G. anandria* в виде клейстогамных корзинок, в трубчатых цветах которых рыльце скрыто в трубке цветка; самоопыление обеспечено. В период оплодотворения генеративные органы оказываются под двойным покровом — трубки цветка и обертки корзинки войлочно-опушенной. В этом единственном случае цветы *G. anandria* обильно плодоносят.

Наличие двух типов различных соцветий у *G. anandria* Бовер (l. с.) относит к типу сезонного диморфизма. Однако в классической работе Веттштейна (Wettstein, «Untersuchungen über den Saisondimorphismus im Pflanzenreiche». Schrift. der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften) по сезонному диморфизму под этим термином понимается иное явление, чем мы наблюдаем у *G. anandria*. Процесс видообразования мономорфных видов, которые образуются путем многолетнего естественного отбора из одного варьирующего, способного производить рано- и поздноцветущие

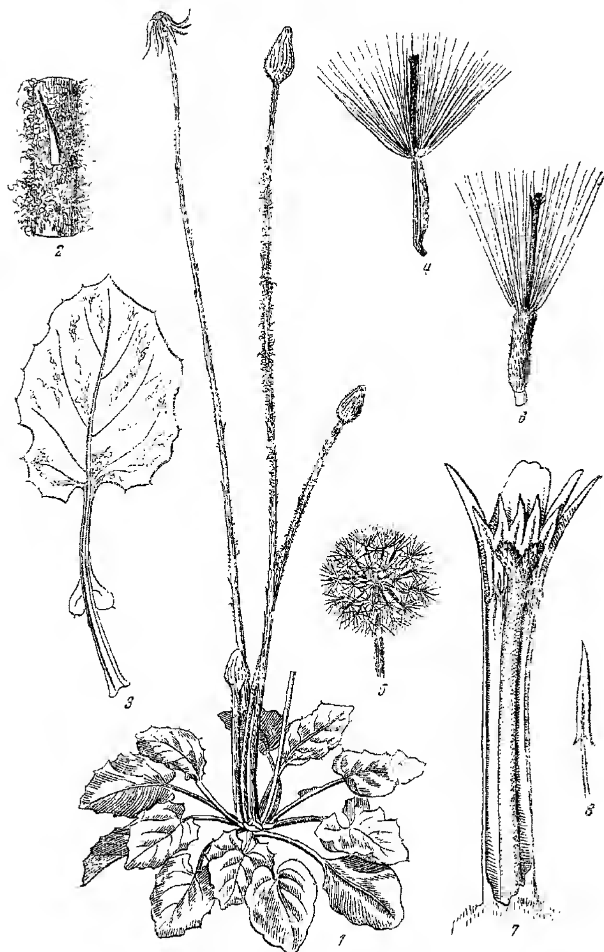


Рис. 3. *Gerbera anandria* (L.) Schultz Bip. во время цветения клейстогамными цветами. *1* — общий вид растения, $^1/_2$ натур. вел.; *2* — отрезок цветоноса с прицветником, ув. × 5; *3* — лист с нижней стороны, натур. вел.; *4—6* — плоды с летучками при различных поворотах, ув. × 4; *5* — корзинка, распустившая плоды, $^1/_2$ натур. вел.; *7* — разрез трубчатого цветка диска, ув. × 15; *8* — отдельная тычинка, ув. × 15

сезонно-диморфные формы, происходит под влиянием сенокошения (*Euphrasia*, *Alectorolophus*). Тому же решающему внешнему фактору обязано появление двух новых сезонно-диморфных видов рода *Camelina*, как это видно из работы Цингера (Н. В. Цингер. «Сорные формы *Camelina* и их происхождение». Дневник XI съезда естествоиспытателей и врачей в СПб., 1901—1902 гг., стр. 382). Этот тип видообразования свойствен главным образом однолетним сорнякам.

Явление, которое наблюдается у *Gerbera anandria*, — другого порядка. В диморфных состояниях этого вида нет намека на тенденцию к расщеплению на два самостоятельных вида, так как весенняя форма всегда бесплодна, появляется далеко не на каждом индивидууме, и ее можно скорее принять за форму отживающую и уходящую из цикла развития вида, которую сменяет другая, клейстогамная форма, обильно обеспечивающая свое потомство. Предки этого вида, несомненно, с гетерогамными корзинками и краевыми язычковыми цветами, обычно ранневесеннего цветения. В изучаемом виде хазмогамные цветы близки по строению к цветам рода *Gerbera* и свидетельствуют о былой связи данного вида с тропическими родичами *Gerbera*. Опыты, проведенные в Ботаническом институте, показали, что *G. anandria*, территориально располагаясь в умеренном поясе, сохраняет, однако, в себе биологические особенности, свойственные тропическим видам рода.

На основании ряда опытов с *G. anandria* мы пытались решить, при каких условиях внешней среды на растении развиваются хазмогамные и при каких клейстогамные корзинки. Это — тот вопрос, которым занимались еще Линней и Гмелин, пришедшие к прямо противоположным выводам. Для решения этого вопроса были поставлены следующие опыты: 1) фотопериодическая реакция вида; 2) влияние степени освещенности на цикл развития; 3) влияние низких и высоких температур в период прорастания семян и в возрасте молодых сеянцев на весь цикл развития; 4) влияние электрического освещения при непрерывном освещении зимой; 5) выяснение условий наискорейшего прорастания семян; 6) развитие *G. anandria* в зависимости от различных сроков посева.

Методика постановки опытов заключалась в следующем. Для каждого опыта высевались семена, снятые с одной клейстогамной корзинки. По прорастании, обычно в чашках Петри на фильтровальной бумаге или в песке в цветочных горшках, из всходов отбирались более одинаковые, наиболее сильные и по одному рассаживались в землю в цветочные горшки. Для укоренения молодые всходы помещались на 5—6 дней (иногда в течение месяца) во влажные, тенистые условия под стеллажом в оранжерее. Затем весь опытный материал делился на группы, не менее чем по 10 экземпляров каждого варианта, ставился в определенные условия опыта, и этим опыт начинался. Велись наблюдения за развитием листовых розеток, временем появления цветочной почки, характером развивающихся корзинок (хазмогамные или клейстогамные), числом корзинок, появившихся за вегетационный период. Устранение вынужденного покоя достигалось введением электросвета в зимнее время. Растения помещались в небольшую кабину, освещенную электролампой в 500 W.

Во избежание пересыхания растений при этом, они ставились на решетки над обширными тазами с постоянно мокрым сфагнумом. Для снижения температуры всю ночь работал электрический вентилятор, протягивающий воздух с улицы через специальные отверстия в полу и предварительно обогретый радиатором. Свет зажигался с наступлением сумерек, горел всю ночь и прекращался утром с рассветом. Контроль находился в обычных условиях зимнего дневного освещения при температуре +2—+4°C. Вариации в освещенности дневным светом достигались различной экспозицией растений под прямой солнечной радиацией и под стеллажом в глубокой тени.

В опытах с фотопериодической реакцией растений короткий восьми-

часовый день достигался помещением растений в темную комнату после 17 часов. Контролем являлись растения весеннего нормального длинного дня широты Ленинграда. Низкие температуры весной достигались помещением растений в стадии проращиваемых семян или молодых всходов в ледник, где температура держалась от 0 до +5 °C. При этом проращиваемые семена наклевывались в тепле при температуре +12—+15°C, а затем подвергались воздействию низких температур. То же было и для молодых сеянцев, которые сначала развивались в тепле, а затем охлаждались тем же способом. Понижение температуры в леднике неизбежно коррелировало с темнотой.

В опыте с фотопериодической реакцией посев был произведен с 1.IV. 1937, всходы появились 15.IV и по укоренении их опыт был начат с 14. V. Из приведенных в табл. 1 дат появления первой цветочной почки видно дружное зацветание группы растений короткого восьмичасового дня, опередившее зацветание растений длинного дня на две недели. Зацветание растений длинного дня тоже было дружное, но началось оно на 14 дней позже растений короткого дня.

Таблица 1

Развитие сеянцев *G. anandria* при коротком и длинном дне

№ п/п	Появление цветочных почек		Сбор зрелых семян		Число корзинок за вегетационный период на 1 растение	
	короткий 8-часовый день	длинный нормальный день	короткий 8-часовый день	длинный нормальный день	короткий 8-часовый день	длинный нормальный день
1	15. VII	31. VII	16. VIII	20. IX	6	4
2	15. VII	31. VII	15. VIII	20. IX	5	2
3	16 VII	31. VII	20. VIII	26. IX	3	3
4	16. VII	31. VII	20. VIII	26. IX	3	1
5	16. VII	11. VIII	21. VIII	4. X	3	1
6	16. VII	11. VIII	21. VIII	9. X	3	2
7	16. VII	9. IX	21. VIII	11. X	4	1
8	19. VII	9. IX	21. VIII	11. X	5	1
9	21. VII	В 1937	В 1937	—	3	—
10	23. VIII	не цвели	не плодоносили	—	2	—

Формирование 10-листовой розетки происходило значительно раньше у растений длинного дня (рис. 4). У многих из них к 29 июня розетки уже имели по 10 листьев и более крупных, чем у растений короткого дня. Последние 10-листовую розетку дали только 3 июля, через 4—5 дней. Цветение у всех опытных растений было исключительно клейстогамными корзинками, но часто среди них попадались корзинки с цветами переходного типа от весенних к осенним. Подробное описание их мы приводили выше. Число корзинок на одном индивидууме в течение всего вегетационного периода у растений короткого дня оказалось больше, как видно из данных табл. 1, чем у растений длинного дня. Таким образом, по быстроте и интенсивности цветения *G. anandria* следует отнести к растениям короткого дня.

Для определения значения интенсивности света при развитии *G. anandria* был поставлен следующий опыт. Всходы от 17.IV посева 10. IV 1937 для укоренения стояли в тени до 8.V, даты начала опыта. Из табл.2 видно, что молодые сеянцы *G. anandria* в первый год своей жизни под действием прямой солнечной радиации зацветали почти на два месяца раньше, чем в глубокой тени. Данные этой таблицы, кроме того, отмечают, что употребляемое в опыте затемнение оказалось для *G. anandria* слишком сильным и большая часть опытных растений в тени не цвела и не плодоносила. Из 10 опытных растений плоды были сняты только с одного экземпляра.

Таблица 2

Развитие сеянцев *G. anandria* на свету и в тени

№ п/п.	Появление цветочной почки		Сбор семян	
	свет	тень	свет	тень
1	3. VII	21. VIII	15. IX	4. XI
2	5. VII	9. IX	15. IX	Не плодоносили
3	5. VII		15. IX	
4	14. VII	Не цвели	26. IX	
5	14. VII		26. IX	
6	14. VII		26. IX	
7	11. VIII		1. X	
8	11. VIII		1. X	
9	26 VIII		4. XI	
10	26. IX		4. XI	

В табл. 3 приведены данные повторения того же самого опыта, но с более крупными сеянцами, перезимовавшими в стадии первой розетки. Высеяны они были 27.VII. 1936, всходы появились 3.VIII. 1936; все 20

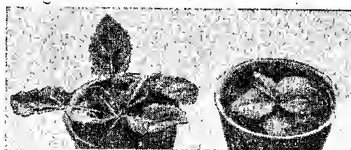


Рис. 4. Розетки листьев *Gerbera anandria* одновременных сеянцев первого года. Слева розетка длинного дня, справа короткого

опытных растений зимовали при одинаковых условиях в холодной оранжерее при +2—+4°C, а ранней весной, в марте 1937 г., 10 из них были поставлены на стеллаж южной экспозиции и 10 в глубокую тень под стеллаж. Зацветание растений на свету произошло на 2—3 недели раньше, чем в тени. Кроме различия в дате зацветания у растений в этом опыте отмечалась разница в количестве корзинок и производимых ими семян. Так, растения в тени развивали по 1—4 корзинки в вегетационный период, чаще 2; корзинки были малосемянные, в среднем по 12 семян в корзинке. На свету растения развивали 5—7 корзинок в вегетационный период, 4 корзинки давали лишь одиночные экземпляры; корзинки были более многосемянные, по 15—20 семян в каждой.

Таблица 3

Развитие одногодичных сеянцев *G. anandria* на свету и в тени

№ п/п	Появление цветочных почек		Сбор семян	
	свет	тень	свет	тень
1	11.IV	23.IV	26.V	14.VI
2	11.IV	25.IV	27.V	14.VI
3	11.IV	30.IV	27.V	29.VI
4	11.IV	3.V	—	29.VI
5	15.IV	18.V	—	21.VII
6	15.IV	21.V	—	31.VII
7	25.IV	21.V	—	31.VII
8	18.V	27.V	14.VII	21.VIII
9	18.V	Погиб	14.VII	—
10	10.VI	»	—	—

Вегетативное размножение шло не одинаково у световых и теневых экземпляров даже на следующий год после опыта: у теневых экземпляров вегетативное размножение шло значительно слабее. Затем у растений на свету отмечалось частое развитие корзинок переходного типа от весенних к осенним, в тени они наблюдались как редкое явление.

К 26. IX теневые экземпляры имели уже осенний вид и частично засохшие листья. Цветочных почек, заложившихся для будущего года, не отмечалось, в то же время световые экземпляры еще продолжали вегетацию: все листья имели зеленый цвет, покраснение наблюдалось у очень немногих, и почти у всех экземпляров были заложены внутри розетки цветочные почки.

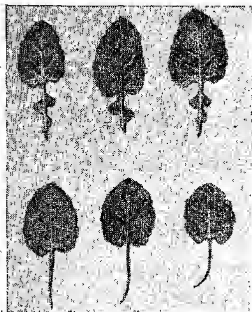


Рис. 5. Листья *Gerbera anandria*. Верхний ряд—листья развились при прямой солнечной радиации, нижний — в глубокой тени

Этот опыт выявляет *G. anandria* как крайне светолюбивое растение. Этот же опыт отметил сильную пластичность лировидных листьев *G. anandria*; у теневых экземпляров совершенно пропадала лировидность, листья становились длинночерешковыми, лопаточными (рис. 5) (выдержано на всех 10 опытных экземплярах). В связи с этим и розетки, поставленные в тень всего лишь на один вегетационный период, резко меняют морфологический облик (рис. 6). В тени почти совсем исчезает паутинистое опушение нижней поверхности листьев.

Затем был произведен опыт с действием низких температур на молодые всходы *G. anandria*. Посев для этого опыта был произведен 14.V. 1937, всходы появились 24.V. Охлаждаемые экземпляры были поставлены



Рис. 6. Розетки листьев *Gerbera anandria*, развивающиеся в течение одного вегетационного периода в различных условиях: слева — в глубокой тени, справа — на солнце

в ледник на 10 дней. Перед возвращением растений в лабораторию они три дня были выдержаны на открытом воздухе при более низкой температуре. В результате опыта оказалось, что подвергнутые воздействию низкой температуры сеянцы совсем не цвели в этот вегетационный период, за исключением трех экземпляров, запоздавших в развитии на $1^1/_2$— 2 месяца против контрольных—неохлажденных. Прорастающие при температуре $+4 - +5°C$ семена всходят на 11 дней позже, чем прорастающие

при температуре +12 — +15°С, и все дальнейшие фазы развития запаздывают соответственно против контрольных.

В опыте с устранением вынужденного зимнего покоя путем внедения электросвета в течение всего темного времени, т. е. в опыте с непрерывным освещением растений, посев растений был произведен 27.VII. 1936, всходы появились 3. VIII. 1936, опыт был начат 17. X. 1936. Опытных растений было 20, контрольных 14.

Таблица 4

Развитие *G. anandria* на непрерывном свете

	Опытные	Контрольные
Появление первой цветочной почки	27.XII.1936	11.IV.1937
Сбор первых зрелых семян	10.II.1937	26.V.1937.
Освещение	Естественное + электр. непрерывное (500 W)	Естественное
Температура	+15 — +25 °С	+2 — +4 °С
Всходы F_2	17.IV.1937	5.VI.1937
Сбор семян	10.VI.1937	Не плодоносили в 1937
Число генераций в год	2	1

Данные табл. 4 еще раз подтверждают, что *G. anandria*—растение свето- и теплолюбивое, реакция у него на эти факторы весьма положительная. Оно непрерывно развивается при благоприятных условиях света и тепла и сильно сокращает весь цикл развития, зацветая (на отдельных экземплярах) через 4,5 месяца после появления всходов. Контроль зацвел лишь через 10,5 месяца. Вследствие этого непрерывно развивающееся растение могло дать две генерации в год, а контроль — только одну. Зацветание у контроля, развитие которого было прервано зимним покоем, началось только через 8 месяцев после появления всходов. Зацветание растений при электросвете началось через 4 месяца после появления всходов, но шло очень недружно у всех 20 экземпляров. В табл. 4 отмечены даты зацветания первых экземпляров; второй зацвел лишь через месяц после первого, третий через 5 недель и т. д., а двадцатый зацвел лишь через 4 месяца после первого. Цветение контроля проходило гораздо дружнее: все 14 экземпляров зацвели на протяжении месяца (11. IV — 10. V).

В фазе цветения между контрольными и освещаемыми электричеством экземплярами не было различия. Как те, так и другие начинали цветение клейстогамными корзинками, за исключением одного экземпляра из освещаемых, который вторую корзинку дал хазмогамную, хотя язычки у язычковых цветов были ненормально малы, невидимы из обертки. Цветы диска были типичными для хазмогамных цветов с длинными торчащими рыльцами. При электричестве растения развивали по 12 корзинок за один вегетационный период на каждом индивиде, причем появлялись эти корзинки одна за другой. Контроль развивал по 7—5 корзинок за вегетационный период. Помимо клейстогамных корзинок было отмечено как на опытных, так и на контрольных экземплярах значительное количество корзинок с цветами переходного характера от хазмогамных к клейстогамным.

Длительность послеуборочного дозревания семян показывает следующий небольшой опыт. Одновременный посев семян различных сроков сбора дал почти одновременные всходы, за исключением одного, высеянного в день сбора семян, который дал всходы на 14-й день, вместе того, чтобы дать на 8—9-й день, как это было у всех остальных. Значит, дозревание семян, снятых с растения, очень медленно — 5—6 дней. Оптималь-

ными условиями всхожести семян, как показали опыты, можно считать температуру + 15 — + 20 С° при рассеянной радиации обычного дневного освещения в мае — июне в нашей широте или при электрическом освещении (электролампа в 500 W) в зимнее время. Всякие отклонения от оптимальных условий вызывают задержку в прорастании семян. Так, посев 10. II при температуре + 5 — + 10°С и очень слабом в это время года дневном освещении дал всходы только 10. IV, через 2 месяца (табл. 5).

Таблица 5

Сроки всхожести семян *L. anandria* в связи с различными сроками их созревания

Сроки созревания семян	Дата посева	Сроки всходов
XII.1936	27.V.1937	9.VI.1937
7.IV.1937	»	5.VI.1937
3. V.1937	»	4.VI.1937
8. V.1937	»	5.VI.1937
14. V.1937	»	4.VI.1937
27. V.1937	»	11.VI.1937

Посев семян в октябре не давал всходов 40 дней. Всходы появились лишь с перенесением посева в теплую кабину под электрическое освещение.

В поисках определенных закономерностей в появлении хазмогамных цветов на G. *anandria* были испробованы различные сроки посева семян (табл. 6).

В результате этого опыта оказалось, что растения, всходы которых появились в апреле и мае, успевают в первый же вегетационный период зацвести летом и обычно цветут клейстогамными цветами. Следующей весной хазмогамных цветов у них не наблюдается. Растения, всходы которых появились в июне и в июле, образуют до зимы только прикорневую розетку листьев и в таком виде зимуют. Ранней весной в оранжерее, в феврале — марте, они очень часто зацветают хазмогамными цветами и летом переходят к цветению клейстогамными. Наконец, всходы конца июля, августа и тем более сентября и октября не успевают развить достаточно сильных розеток в тот же вегетационный период и массами гибнут зимой. Уцелевшие обычно только к лету развивают розетки листьев и переходят в репродуктивную стадию, почти всегда клейстогамными цветами, т. е. ведут себя так же, как весенние всходы. Последний опыт показал, что появление хазмогамных цветов тесно связано со сроками посева семян *G. anandria*. Только проросшие летом растения, успевшие к зиме образовать прикорневую розетку, после перезимовки весной часто зацветают хазмогамными цветами.

Итак, из опытов следует, что ни интенсивность солнечного освещения, ни длительность дня (непрерывное освещение с добавочным искусственным светом), ни низкие, ни высокие температуры, воздействию которых подвергались как взрослые растения, так и прорастающие семена, не способствуют появлению хазмогамных цветов у *G. anandria* при первом цветении в жизни индивидуума. Что же касается многолетних особей, то следует отметить, что они стали ежегодно цвести хазмогамными цветами после шестилетнего перерыва, как только были переставлены с теневого стеллажа оранжереи на южный стеллаж под прямую солнечную радиацию.

Образование хазмогамных цветов органически связано с особями данного вида и изменениями экологических условий, и трудно вызвать хазмогамные соцветия в эксперименте. Из экземпляров, воспитанных

Таблица 6

Развитие *G. anandria* в зависимости от различных сроков посева

Посев	Всходы	Розетка в 10 листьев	Цветочные почки	Раскрывание плодов 1 корзинки	Сбор семян	Раскрывание весенних цветков	% гибели розеток
27.VII. 1936	3.VIII.1936	17.X. 1936	27.XII.1936	3.II—15.VII.1937	17.II—21.V.1937	—	—
10.II. 1937	10.IV. 1937	14.VI. 1937	3.VII—26.IX.1937	10.IX. 1937	15.IX.1937	—	—
1.IV. 1937	15.IV. 1937	29.VI. 1937	31.VII. 1937	25.IX. 1937	26.IX.1937, переходный	—	—
8.V. 1937	18.V. 1937	25.VII. 1937	31.VIII.1937	17.X. 1937	—	—	—
14.V. 1937	24.V. 1937	25.VII. 1937	21.VIII.1937	—	—	—	—
27.V. 1937	5.VI. 1937	31.VII. 1937	24.IX. 1937	—	2.VII.1938	5.II.1938, у 3 экз.	—
11.VI. 1937	15.VI. 1937	23.VIII.1937	24.I. 1938	—	3.VII.1938	5.II—3.III.1938, у 4 экз.	—
24.VI. 1937	1.VII. 1937	25.VIII.1937	20.X—24.I.1938	—	4.VII.1938	3.III.1938, у 1 экз.	—
8.VII. 1937	14.VII. 1937	15.IX. 1937	24.I. 1938	—	7.VII.1938	3.III.1938, у 1 экз.	—
22.VII. 1937	26.VII. 1937	18.IX. 1937	24.I. 1938	—	—	—	3.III—40%
14.VIII.1937	19.VIII.1937	11.V. 1938	2.VI. 1938	14.VII. 1937	25.VII.1938	—	3.III—70%
1.IX. 1937	11.IX. 1937	11.V. 1938	—	—	—	—	3.III—30%
15.IX. 1937	26.IX. 1937	13.V. 1938	—	—	—	—	3.III—50%
1.X. 1937	18.X. 1937	14.V. 1938	16.VIII.1938	8.X. 1938	15.X. 1938	—	8.X —20%

в совершенно одинаковых условиях, у некоторых появляются хазмогамные корзинки, у большинства нет. Увеличить число особей с хазмогамными цветами удалось лишь одним опытом: летним сроком посева семян, при котором в первый год жизни растения успевают развить только прикорневую розетку и весной зацвести. Но и в этом опыте хазмогамные корзинки появились далеко не у всех экземпляров. Клейстогамные корзинки появляются на растениях в конце лета, независимо от того, цвели ли данные экземпляры весной хазмогамными цветами или оставались в стадии розетки. Клейстогамные корзинки появляются на особях до глубокой осени, цветение хазмогамных весьма кратковременно.

Помимо этой основной задачи наших опытов, в процессе их удалось изучить биологию *G. anandria* на протяжении всего цикла развития. Опытами удалось сократить цикл развития до 4 месяцев (при воспитании апрельских и майских всходов на коротком, восьмичасовом дне); цикл развития контрольных при этом укладывался только в 6 месяцев. При воздействии на сеянцы низких температур цикл развития их растягивался до 13 месяцев. Кроме того, в процессе опытов выяснилась тропическая природа изучаемого растения, как растения короткого дня, крайне тепло- и светолюбивого, обнаружилась легкая пластичность листьев, способных модификационно изменяться.

Географический ареал секции *Anandria* располагается преимущественно по северным окраинам ареала рода *Gerbera*. Невольно возникает мысль о корреляции своеобразного морфологического и биологического типа видов этой секции с условиями существования в более суровом климате. Морфология цветов у видов секции *Anandria* (бесплодие хазмогамных цветов, появление их далеко не на каждом индивидууме, наличие переходного типа корзинок от хазмогамных к клейстогамным) показывает, что формирование нового биологического типа единственного представителя трибы *Mutisieae* в нашем климате еще не закончилось: мы свидетели процесса, происходящего одновременно в различных удаленных друг от друга географических пунктах: в восточной Азии, в Гималаях и в Тянь-Шане.

Выводы

1. Все виды секции *Anandria* рода *Gerbera* обладают особым циклом развития: весной они развивают хазмогамные бесплодные корзинки с краевыми язычковыми цветами, в июле — августе эти же растения дают клейстогамные плодоносящие корзинки.

2. Ареал распространения рода *Gerbera* лежит большей своей частью в тропической зоне.

3. Виды секции *Anandria* распространены по северным окраинам ареала рода или высоко в горах (*G. Knorringiana*, *G. Kunzeana*), что не свойственно другим секциям рода.

4. Опыты с *G. anandria* показали, что растение это таит в себе черты южных тропических родичей, оно оказалось растением короткого дня, свето- и теплолюбивым.

5. Наряду с корзинками хазмогамного и клейстогамного типа у *G. anandria* имеются бесплодные корзинки переходного типа.

6. Разорванный ареал видов секции *Anandria* указывает на древность секции, в которой, однако, процесс формирования особого биологического типа еще не закончился.

7. При продвижении рода *Gerbera* на север наиболее приспособленной к новым условиям оказалась особая биологическая форма, свойственная только некоторым из южных видов *G. ruficoma*, которая и закрепилась за всеми северными видами.

8. Морфологические приспособления к суровым условиям умеренного климата в цветах *G. anandria* выразились в том, что генеративные органы трубчатых цветов в клейстогамных корзинках оказались во время

оплодотворения под двойными покровами — трубки цветка и войлочно-опушенной обертки корзинки. У клейстогамных корзинок с трубчатыми цветами, как у хазмогамных с выставляющимися из трубки рыльцами, оплодотворения не происходит (корзинки переходного типа).

Отдел систематики растений БИН АН СССР

E. G. Pobedimova

ON THE BIOLOGY OF FLOWERING THE SPECIES OF THE SECTION ANANDRIA HOFFM. GENUS GERBERA GRON

Summary

The section *Anandria* genus *Gerbera* includes 4 species: *G. anandria* (L.) Schultz Bip., *G. Kunzeana* A. Braun et Aschers., *G. ruficoma* Franch. *G. Knorringiana* B. Fedtsch. These species are remarkahle for their peculiar cycle of development. During spring the plants form chasmogamous infloreseenses with sterile flowers and by the end of summer we find closed cleistogamous inflorescenses with fruit bearing flowers

A series of experiments on *G. anandria* has shown that perennials kept in the shade did not give any chasmogamous inflorescenses for a long period of time while heing exposed to the sun they flowered chasmogamous way every year in spring. The first flowering the seedlings began (not of all the specimens) in the shape of chasmogamous in the case the seeds were germinated in summer and leaves strong enough to winter were formed in autumn. Besides the experiments revealed some features of *Gerbera anandria* inherent to its closest relations tropical species of genus *Gerbera*. *G. anandria* proved to he a short day plant requiring light and heat. During the development of *G. anandria* one may often observe the inflorescenses of intermediate character. They bear the features of chasmogamous inflorescenses as well as those of cleistogamous inflorescenses. The geographic area of genus *Gerbera* indicates that the section *Anandria* occupies the northern most horders of this genus. Its representatives dwell high in the montains (*Gerbera Kunzeana*, *G. Knorringiana)*. It is ohvious that this original cycle of development has the closest connection with the climate in which some species of tropical genus *Gerbera* are growing. The faculty of tropical species of genus *Gerbera* as well but in new conditions of a temperate climate along the northern horders of the area of genus this species proved to be the most adaptahle and remained hereditary in all northern and mountainous species.

The morphological structure of cleistogamous flowers *G. anandria* is such that the reproducing organs are hidden inside the pericarp. Moreover the flowers are covered from the outside whith the white lanugineseous involucrales of the inflorescenses.

Only these flowers of *Gerbera anandria* are fruit-hearing. Chasmogamous inflorescenses und inflorescenses of intermediate type heing sterile.

In this way morphology, geography and hiology of the species of the section *Anandria* demonstrate the lines along which the form building in the genus *Gerbera* is proceeding.

Г. П. Сумневич

Профессор С. Н. КУДРЯШЕВ (1907—1943)

G. P. Sumnevicz

Professor S. N. KUDRJASHEV (1907—1943)

3 апреля 1943 г., после тяжелой болезни, умер директор Института ботаники и почвоведения Узбекистанского филиала Академии Наук СССР доктор биологических наук, профессор Серафим Николаевич Кудряшев. Смерть вырвала из наших рядов талантливого ученого, новатора передовой советской науки, сочетавшего в себе качества блестящего организатора и общественника. В самом расцвете своей творческой деятельности, духовных и физических сил ушел из жизни человек, отдавший все свои силы на служение родине.

Родился С. Н. Кудряшев 29 августа 1907 г. в г. Казани. В 1921 г. С. Н. поступает в казанскую школу второй ступени, которую и оканчивает в 1925 г. Уже с четырнадцати лет С. Н. ведет самостоятельную жизнь, зарабатывая собственным трудом средства к существованию. После окончания школы, в 1925 г., С. Н. вместе с родственниками переезжает в Ташкент, где и поступает на Биологическое отделение Среднеазиатского государственного университета (САГУ).

В Ташкенте, одновременно с учением, он снова вынужден работать, но уже в области своей новой, избранной им специальности, — по изучению растительности Средней Азии. В 1925 г. С. Н. поступает на должность препаратора Института почвоведения и геоботаники, где занимается нашивкой гербария. В это время коллектив Института состоял из группы молодых, энергичных ботаников: М. М. Советкиной, А. И. Введенского, Е. П. Коровина, М. В. Культиасова, М. Г. Попова и др., которые вели большую работу по изучению земельных фондов Средней Азии. Близкое общение с преданными делу ботаниками привило С. Н. любовь к природе, а нашивка растений дала возможность познакомиться с флорой Средней Азии и накопить солидные познания в этой области В 1926 г. С.Н. переходит в Ботанический сад САГУ, в отдел живых растений, на должность препаратора, где в условиях культуры он изучает биологию дикорастущих видов флоры Средней Азии. Здесь С. Н. ведет интересную работу по изучению изменения ритма развития растения при перенесении его в другие условия обитания. Изучая ритм развития около 180 видов растений, перенесенных в Ташкент из разнообразных типов пустынь и гор, вплоть до высокогорий Памира, С. Н. выявил интересные закономерности в сдвигах ритма в зависимости от того, откуда взято растение, а также провел любопытные наблюдения над монокарпиками. Материалы этих исследований изложены в двух его работах «К вопросу фено-экологии некоторых видов Средней Азии» и «Материалы по фенологии растений». Первая из них явилась его дипломной работой, которую он в 1929 г. защитил на Государственной квалификационной комиссии на звание ученого ботаника.

Продолжая работать в Ботаническом саду, С. Н. с 1 апреля 1928 г. занимает должность Заведующего ботаническим отделением Среднеазиатского музея природы производительных сил, где и остается до 6 мая 1930 г. За это время им проведена большая работа: реорганизован отдел, сильно увеличено число экспонатов и переделана экспозиция на основе выявления растительности, как комплекса, и ее производительных ресурсов. Этим заканчивается первый, студенческий период работ С. Н.

Как мы видим, его деятельность была тесно связана с Ботаническим садом САГУ и позднее с Музеем природы, где он прошел всю трудную школу жизни, начиная от препаратора до научного работника. Навыки, полученные им в этот период, сохранились на всю жизнь и наложили отпечаток на его дальнейшую деятельность. Он не боялся черновой (подготовительной) работы и всегда сам выполнял, с одинаковой тщательностью, весь процесс создания любой крупной научной работы.

После защиты диплома, в мае 1929 г., начинается кипучая деятельность С. Н. по изучению растительности Средней Азии. Ботанический сад САГУ командирует его в качестве научного руководителя экспедиции в Самаркандскую область в район гор Хобдун-Тау и Карача-Тау. В результате этой поездки появилась его первая геоботаническая работа «Растительность гор Хобдув-Тау и Карача-Тау», посвященная описанию растительности изучаемого района. В этой работе С. Н. выступает как человек

с большой эрудицией по вопросам описания растительности как комплекса и выявления специфики ее зонального распространения. Особо автор останавливает свое внимание на возможности использования видов флоры Средней Азии в производстве. При полевых обследованиях им обнаружен новый каучуконос *Cousinia resinosa*, материалы по изучению которого опубликованы в работе «Новый каучуконос Средней Азии». Это направление в подходе к растительности Средней Азии, как и производительной силе, проходит красной нитью через всю дальнейшую деятельность С. Н.

Вернувшись из поездки в Самаркандскую область, С. Н. в том же году отправляется в новое путешествие в качестве научного сотрудника экспедиции Киргизского научно-исследовательского института по изучению растительности районов Фрунзенского и Таласского кантонов Киргизской республики, нуждающихся в колодезном строительстве.

При проведении полевых работ С. Н. не замыкается в рамки принятых, обычных геоботанических обследований — он живо интересуется, помимо дикорастущей растительности, и культурными растениями, а также лекарственно-техническими. Такой комплексный подход к изучению растительности с каждым годом совершенствовался и наконец оформился в виде комплексного метода изучения растительности, которым он пользовался при своих дальнейших исследованиях и незадолго до смерти литературно оформил в работе «Основные принципы геоботанических исследований».

Начиная с 1930 г. в центре внимания С. Н. оказываются эфирно-масличные растения. Геоботанические работы временно отходят на второй план. Благоприятным моментом для изучения эфирно-масличных растений явилось назначение С. Н. в 1930 г. ученым специалистом, а в конце этого года — заместителем директора Ботанического сада. Здесь он в полной мере мог использовать Ботанический сад как базу для своей работы. Перед ним открываются широкие возможности по интродукции ряда ценных эфироносных растений.

Под его руководством был организован отдел эфирно-масличных растений, в котором в широких масштабах проводилась работа по интродукции ароматичных культур, а также по изучению дикорастущих видов. Дикорастущие ароматические растения в Средней Азии до исследований С. Н. оставались почти не изученными. Для восполнения этого пробела и подведения прочной сырьевой базы для новой промышленности С. Н. предпринимает ряд крупных экспедиций.

В 1930 г. он назначается руководителем экспедиции САГУ в Гиссарский хребет по изучению эфирно-масличных растений. Экспедицией выявлен 61 вид растений, содержащих эфирные масла. Помимо эфирно-масличных растений С. Н. собирает также материалы по дубителям, красителям и культурной флоре. В результате этих исследований были опубликованы следующие работы. 1) «Дикорастущие эфирно-масличные растения Гиссара», 2) «К вопросу изучения дубителей Гиссара», 3) «Материалы по культурной растительности Гиссара» и 4) «Новый вид рода *Tanacetum* из Таджикистана».

Полученные материалы были настолько значительны, что на основе их был организован Регарский совхоз, который поставил промышленную переработку диких эфирно-масличных растений, как то. мяты, полыни, эригерона и др.

К этому времени интродукционные работы Ботанического сада САГУ показали полную возможность успешного культивирования субтропических эфирно-масличных культур на территории Средней Азии. Данные по этому вопросу опубликованы в двух работах. «Опыты культуры эфирно-масличных растений в Средней Азии» (совместно с П. К. Озолиным) и «Научно-исследовательская работа по эфирно-масличным растениям Ботанического сада САГУ летом 1930 г.». Работы с эфирно-масличными культурами были настолько положительны, что это дело быстро потребовало организации специализированной Среднеазиатской научно-исследовательской опытной станции эфирно-масличных культур (ОМПК).

Первым директором ее был С. Н. С этого момента центр тяжести изучения эфирно-масличных растений переносится из Ботанического сада САГУ на поля Опытной станции, где растения возделываются уже в промышленном масштабе.

Но такой натуре, как С. Н., полной сил и кипучей энергии, было тесно в стенах одного учреждения, и мы видим, что он берется за выполнение ряда работ, не связанных с деятельностью возглавляемого им учреждения. По поручению САГУ и Ходжентского окружкома КП (б) Таджикистана в 1930 г. С. Н. организовал Таджикский ботанический сад, где с 1 апреля 1930 г. до 20 сентября 1931 г. работал в должности ученого ботаника. Одновременно он выполняет большую работу консультанта Среднеазиатского объединения жировой промышленности и Ходжентского химико-фармацевтического и парфюмерного комбината по вопросам использования дикорастущих эфирно-масличных растений, а также и их культуры. В период с 15 апреля 1930 г. по 15 апреля 1931 г. С. Н. принимает непосредственное участие в создании и развитии работ комбината и завода по переработке сырья. На основании научных исследований С. Н. на территории Средней Азии создан Кара-Балтинский совхоз а также Ходжентский и Регарский заводы, совхозы субтропических и эфирно-масличных культур. Организация этих совхозов и их производительная деятельность проходит при непосредственном участии С. Н. в качестве консультанта по вопросам выращивания и переработки эфирно-масличного сырья.

В этот период кипучей творческой деятельности С. Н. находит время для Ботанического сада, где продолжает работы по изучению лекарственных и технических растений; здесь особое внимание он обращает на красители и дубители.

Лето 1931 г. он проводит в новой экспедиции, организованной ОМПК, по изучению эфирно-масличных растений среднего течения р. Талас. На изучаемой территории обнаружено значительное количество видов, имеющих практический интерес. Результаты обследования опубликованы в работе «Дикорастущие эфирно-масличные растения среднего течения р. Таласа». Очерк же растительности Таласа остался незаконченной рукописью.

Бурный созидательный период в жизни С Н., обнимающий время с 1930 по 1931 г., к началу 1932 г. начал спадать. Заводы вступили в строй, на совхозных полях возделывались тысячи гектаров эфирно-масличных растений. В конце 1931 г. С Н. освобождается от постоянной консультационной работы, остается лишь на Опытной станции и в Ботаническом саду САГУ. Теперь у него имеется больше свободного времени и он может уделить его научной работе. С Н. обрабатывает многолетние накопленные им материалы по возделыванию эфирно-масличных растений в условиях Средней Азии, на основе которых пишет работу «Эфирно-масличные культуры Средней Азии». Эта работа заслуживает особой отметки, так как здесь большое внимание уделяется автором агротехнике и приемам возделывания новых культур в специфических среднеазиатских условиях. Летом 1932 г. С. Н. изучает сорняки эфирно-масличных совхозов Средней Азии и кроме того проводит сплошное обследование территории Калининского и Беловодского районов Киргизии. Здесь автор впервые широко пользуется своим новым комплексным методом (в смысле одновременного изучения дикорастущей и культурной растительности). Работы дали интересные результаты выявлено много дикорастущих полезных растений, а также изучен состав разновидностей и сортов культурных. К сожалению, эти ценные громадные материалы так и остались необработанными. В 1933 г. С. Н. продолжает свои работы по изучению эфирно-масличных растений.

В том же году С. Н. проведено обследование эфирно-масличных и лекарственных растений Чаткала. Материалы опубликованы в работе «Эфирно-масличные растения южных склонов Восточного Чаткала».

Работами экспедиции выявлен ряд ценных растений, содержащих высокий процент эфирного масла, доказана полная рентабельность строительства здесь перегонного завода, потребность которого в сырье будет обеспечена за счет эксплоатации диких зарослей. Эти материалы были настолько убедительны, что уже в 1935 г. в районе работ экспедиции организуется эфирно-масличный перегонный завод.

Полевые работы 1933 г. явились последними из цикла работ, посвященных изучению дикорастущей эфирно-масличной флоры Средней Азии. К этому времени в руках С. Н. накопились громадные фактические материалы по эфирно-масличным растениям, почерпнутые им во время полевых обследований и экспериментальных работ с этой группой растений в условиях культуры.

В 1934 г. он подводит итоги исследовательским работам с эфирно-масличными растениями Средней Азии. Его работы в этой области нашли свое завершение в капитальном труде «Эфирно-масличные растения и их культура в Средней Азии». Последняя работа явилась результатом многолетних экспериментальных исследований автора в данной области, широкого знания дикорастущей эфирно-масличной флоры Средней Азии. Автор приводит не только агротехнические приемы культуры ароматических растений, но также дает подробное описание истории культуры, сведения по систематике растений, по их биологии, экологии, районам распространения, содержанию и накоплению эфирного масла, его переработке и составе; кроме того в работе дан подробный обзор дикорастущей ароматической флоры. Автор ставит и широкие теоретические проблемы о центрах распространения эфирно-масличных растений по земному шару, об эфирно-масличности как биохимическом моменте в систематике, о значении эфирного масла в развитии растительного организма и ряд других вопросов теоретического порядка.

В результате пятилетних исследований по самым различным вопросам эфирно-масличных растений (систематика, биология, условия культуры, интродукция и т. д.) С. Н. приобрел такую эрудицию в данной области, что являлся одним из наиболее авторитетных специалистов у нас в Союзе. К этому времени, благодаря энергичной работе С. Н., начатые с эфирно-масличными растениями опыты выросли в большое дело, и площадь под эфирно-масличными достигла 2000 га. Эти работы, кроме того, показали огромные перспективы Средней Азии для развития эфирно-масличной промышленности. Громадная работа С. Н. в области изучения эфирно-масличных растений была отмечена в специальном решении Совнаркома Киргизии. Большие заслуги С. Н. отмечены и общественностью.

Монография С. Н. «Эфирно-масличные растения и их культура в Средней Азии» не только знаменует собой пройденный этап в деле изучения эфирно-масличной флоры Средней Азии, но ею заканчивается целый период в научной работе С. Н.

В 1934 г. намечается перелом в научной работе С. Н.. его начинают интересовать вопросы систематики растений, он заканчивает свою первую монографию, посвященную шалфеям Средней Азии. Эта работа выгодно отличается от большинства анало-

гичных работ тем, что, помимо систематического анализа, автор дает схему формирования рода на фоне происхождения растительности Средней Азии.

Таким путем, через систематику растений С. Н. подошел к разрешению наиболее интересных вопросов ботанической географии, связанных с происхождением флоры и растительности. Этому новому направлению в работах С. Н. суждено было развиться в стенах Комитета наук при СНК Узбекистана, куда он 1 апреля 1935 г. перешел на работу руководителем Сектора растительных ресурсов.

С этого момента прерывается его работа в Ботаническом саду САГУ и других учреждениях. Немного дольше он остается связанным со своим детищем — Среднеазиатской опытной станцией эфирно-масличных растений. Только 7 февраля 1936 г. он оставляет свою работу здесь.

В Комитете наук С. Н. еще с большей энергией и настойчивостью продолжает свою научную работу в области изучения растительных ресурсов Узбекистана. С удвоенной энергией он продолжает свою экспедиционную работу, избрав ареной последней Кашка-Дарью.

В 1935 и 1936 гг. С. Н. проводит детальные геоботанические обследования на территории Гузарского района Кашка-Дарьинской области. Результаты этих работ изложены в его большом труде «Растительность Гузара и пути ее генезиса». Эта работа была выполнена новым комплексным методом и в этом отношении представляет крупный методологический интерес.

Поставив своей задачей всестороннее изучение растительности и ее происхождения в одном из интереснейших районов западных отрогов Памиро-Алая, автор с одинаковой детальностью и тщательностью обследовал и описал дикорастущую и культурную растительность. На примере своего труда С. Н. показал все преимущества комплексного исследования дикой и культурной флоры перед обычными, принятыми в литературе методами, когда изучение культурной флоры либо является малоценным придатком в работах, либо, наоборот, при изучении культурной растительности на изучение основного фона дикорастущей флоры не обращается должного внимания. Автор приходит к выводу, что обычные ботанико-географические исследования по дикорастущей или культурной флоре, разрешающие отдельные частные вопросы, не дают реальных предпосылок к разрешению проблемы освоения территории как целого. Рациональное исследование растительных ресурсов и их практическое использование требуют применения иного, так называемого комплексного ботанико-растениеводческого регионального метода. В работе исследователя должны быть связаны все звенья сельскохозяйственного производства и рационального их размещения. Ботанико-растениеводческие исследования должны явиться предпосылкой к дальнейшему развитию сельского хозяйства, особенно новых, мало освоенных районов.

В результате критической обработки материалов С. Н. на территории Гузара выявлено около 400 видов растений, из них 5 новых. Кроме списка с чрезвычайно детальной и четкой характеристикой, даны карты распространения по району всех наиболее характерных видов. Геоботанические описания тщательно обработаны и поданы в виде обстоятельной характеристики отдельных ценозов района, которые нанесены на геоботаническую карту. Кроме того к описанию растительности приложена оригинальная эколого-генетическая схема фитоценозов, показывающая пути их формирования.

Для решения вопроса о происхождении флоры автор все растения Гузара разбивает на ряд флористических элементов, складывающих растительный покров района, причем флористический анализ ведется параллельно геоботаническому. На основании этих материалов С. Н. приходит к выводу, что на территории Гузара имеются звенья различных флор; наиболее древние элементы, представленные нередко осколками, ксерофитированными тропическими реликтами, встречаются на огипсованных толщах; появление их на территории Средней Азии С. Н. относит к концу верхнетретичного времени. Наоборот, на горных склонах, в условиях лучшего увлажнения, произрастают широколиственные леса, претерпевшие значительные изменения под влиянием ксерофитизации климата и влияния человека; наконец, четвертичные мелкоземистые отложения, формирующиеся ландшафтами эгилопса и разнотравной сухой степи, получили свою флору из Ирана и Передней Азии. Растительность полупустынной полосы, представленная эфемероидными лугами, генетически связана с высокогорной флорой. Ее происхождение синхронично ледниковому или межледниковым периодам. Ландшафт полупустынной полосы, кроме эфемероидов и эфемеров, формируется также многолетними ксерофитами. Этот новый ирано-туранский элемент завоевывает территорию, вытесняет эфемероидные луга, находящиеся в состоянии регресса. И, наконец, новое образование — формирование растительности полосы ирригации — происходит при непосредственном влиянии человека.

Созидательной деятельности человека С. Н. отводит видное место, считая ее одним из мощных факторов влияния на растительный покров в последний период геологической истории. Без учета этого фактора (говорит С. Н.) изучение растительности становится слишком абстрактным и не дает реального анализа растительного комплекса и его производительных возможностей. Особенно велико влияние деятельности человека в полосе ирригации. Здесь культурная растительность почти нацело вытеснила аборигенную флору.

Исследование культурной флоры показало сложный путь ее формирования.

Гузар, как и вся южная часть Средней Азии, входит в область древней Согдианы и является районом древнейшего земледелия, районом первичной интродукции многих видов.

Развивая эту концепцию, автор приходит к установлению в Азии двух генетически различных районов земледелия: юг Средней Азии занимает древнее бактрийско-согдийское земледелие, северную полосу занимает более молодое земледелие, формирование которого происходило преимущественно за счет интродукции видов Восточной Европы. Бактрийско-согдийское земледелие черпало свои растениеводческие ресурсы из богатейшей местной флоры, интродуцируя их с незапамятных времен; кроме того нити происхождения многих культурных растений здесь идут из стран Передней Азии. Меньшее влияние оказали Китай и Индия. В более позднее время сортимент бактрийско-согдийского земледелия значительно обогатился американским элементом, проникшим сюда первоначально через Переднюю Азию, а затем позднее и северным путем через Восточную Европу.

Охарактеризовав современную и доагрикультурную растительность и указав пути ее генезиса, автор дает указания для наилучшего хозяйственного использования растительных ресурсов района, которые в будущем должны явиться материалом для реконструкции сельского хозяйства.

Таким образом, «Растительность Гузара» дает ответы на вопросы о прошлом (доагрикультурная растительность), настоящем и будущем (перспективная растительность). «Растительность Гузара» послужила диссертацией на соискание ученой степени доктора биологических наук, которую С. Н. защитил 11 апреля 1937 г. на Ученом совете Ленинградского государственного университета.

1936 и 1937 гг. явились периодом оформления С. Н. в ученых званиях и ученых степенях.

5 февраля 1936 г. Ученый совет Всесоюзного научно-исследовательского института эфирно-масличной промышленности (ВИЭМП) возбуждает ходатайство перед ВАК о присуждении С. Н. ученого звания профессора и действительного члена Института.

15 мая 1936 г. Президиум Академии Наук СССР утверждает С. Н., на основе совокупности работ, в ученой степени кандидата биологических наук по разделу ботаники, без защиты диссертации.

17 февраля 1937 г. ВИЭМП ходатайствует перед ВАК о присуждении С. Н. степени кандидата с.-х. наук без защиты диссертации, так как значительная часть его работ, а особенно капитальная монография «Эфирно-масличные культуры», посвящена вопросам растениеводства.

5 июля 1937 г. ВАК утвердил С. Н. в ученом звании профессора по специальности «эфирно-масличные растения» и в ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук, без защиты диссертации.

Таким образом, имея всего лишь 27 лет от роду, С. Н. получает звание профессора, ученые степени кандидата сельскохозяйственных и биологических наук и доктора биологических наук.

Работая в стенах Комитета наук, С. Н. объединяет около себя коллектив ботаников-растениеводов. Силами их С. Н. проводит комплексное геоботаническое обследование в 1937 г. в Шахризябском районе, в 1938 г. в Чиракчинском районе Кашка-Дарьинской области. В 1939 г. С. Н. переносит свою экспедиционную работу в Ташкентскую область, обследует растительные ресурсы Ахан-Гаранского района (бассейн верхнего и среднего течения р. Ангрен) и в 1940 г. изучает Байсунский район Сурхан-Дарьинской области.

Материалы этих экспедиций, к сожалению, остались неопубликованными; подготовлены к печати «Растительные ресурсы Чиракчинского района» (по данным экспедиции 1938 г.) и частично обработаны материалы по Ангренской экспедиции 1939 г.; по материалам Шахризябской экспедиции 1937 г. написана капитальная трехтомная работа «Плодовые Шахризябса», насчитывающая 790 страниц машинописи, иллюстрированная 331 рисунком.

Здесь автором разрабатывается внутривидовая систематика плодовых растений. На территории Шахризябского района обнаружен богатейший сортимент, представленный 39 видами, 108 разновидностями и большим количеством форм. Из числа их С. Н. описывает 5 новых видов. *Pyrus sogdiana*, *Malus hissarica*, *Prunus orientalis* (M. Pop.), *P. nachichevanica* (Kov.) и *Armeniaca sogdiana*. Особенно интересна заключительная глава этой работы — происхождение плодоводства Шахризябского района. Автор на основании изучения лично им собранных материалов, прокорректированных литературными данными, рисует стройную картину происхождения плодоводства Средней Азии.

Работа «Плодовые Шахризябса» была подготовлена С. Н. как диссертация на соискание ученой степени доктора сельскохозяйственных наук, но смерть не дала ему возможности оформить эту защиту.

Одновременно с большой многогранной научной деятельностью С. Н. проводил и крупную административную работу: 15 июня 1939 г. решением директивных органов он был назначен заместителем председателя Комитета наук при СНК Узбекистана; в этой должности он пребывал до реорганизации Комитета наук в Узбекистанский филиал Академии Наук СССР (ныне Академия Наук Узбекской ССР). В сте-

нах вновь организованного филиала он руководит работой Сектора растительных ресурсов Института ботаники и почвоведения; 6 июня 1942 г. назначен заместителем директора и 14 декабря того же года директором Института. Смерть застала его на этом посту.

Кроме того С. Н. занимался и педагогической деятельностью: в 1940 и 1941 гг. он заведывал кафедрой ботаники Ташкентского педагогического института (ТашГПИ). В бытность свою заведующим кафедрой ботаники С. Н. широко поставил научную работу среди студентов, особенно из числа лиц местных национальностей.

В последние годы жизни в научной работе С. Н. намечается новый, «синтетический» период. От геоботанических описаний и кратких абрисов по происхождению флоры Средней Азии С. Н. переходит к созданию ряда крупных трудов, обобщающих накопленные им материалы. Он пишет «Основные принципы геоботанических исследований». Здесь автором излагается новая концепция геоботанических обследований, сложившаяся у него за последние 10 лет его научной деятельности.

Накопленные к этому времени колоссальные материалы по растительности и личное знакомство С. Н. с многими районами Узбекистана дали ему возможность приступить к составлению карт растительности Узбекистана. Эта колоссальная трудоемкая работа заняла два последние года его жизни. Смерть не дала ему довести эту работу до конца. Были составлены карты растительности Кашка-Дарьинской, Сурхан-Дарьинской, Бухарской и Ташкентской областей.

С начала Великой отечественной войны С. Н. резко изменил тематику, подчинив всю свою работу нуждам обороны страны. К этому периоду относятся его работы в области сельскохозяйственных культур и районирования богары Узбекистана в целях более рационального размещения полевых культур. Им написана работа «Пшеницы Узбекистана». В этом труде автор перестроил систематику пшениц и взамен старой, формальной классификации дал новую, более естественную. В результате критического анализа на территории Узбекистана обнаружено 10 видов пшениц; из них числа три описываются заново, это — *Triticum asiaticum*, *T. inflatum* и *T. afghanicum*. Кроме того в рукописи осталась законченная работа «Определитель основных хлебных злаков Узбекистана» и составлены карты сельскохозяйственного районирования Узбекистана.

Смерть не дала С. Н. возможности осуществить ряд крупных работ, над которыми он трудился в последнее время. В его бумагах остались черновые наброски глубоких по содержанию работ «Плиоценовая история флоры Памиро-Алая», «Происхождение пырейной степи», «Вид и практическая селекция».

С. Н. находился в расцвете своей творческой деятельности и обещал дать родине еще много ценных работ. Он жил в работе и только смерть прервала его кипучую деятельность. Уставшее от работы сердце перестало биться...

Ботаники назвали в честь С. Н. шесть новых для науки видов растений: *Silene Kudrjaschevii* B. Schischk., *Astragalus Kudrjaschevii* A. Kor., *Polygonum Kudrjaschevii* Vasilk., *Rosa Kudrjaschevii* Sumn., *Malus Kudrjaschevii* Sumn. и *Hedysarum Kudrjaschevii* E. Korot.

Московское общество испытателей природы 3 июня 1939 г. избрало его своим действительным членом; постановлением Совета Народных Комиссаров Узб. ССР 29 мая 1939 г. С. Н. был утвержден действительным членом Комитета наук при СНК Узбекистана; Средазсельхозвнито поставило вопрос о присуждении ему звания заслуженного деятеля наук Узбекистана; Институт ботаники и почвоведения УзФАН вошел с ходатайством в президиум УзФАН об утверждении С. Н. в ученой степени доктора сельскохозяйственных наук без защиты диссертации.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ НАУЧНЫХ ТРУДОВ С. Н. КУДРЯШЕВА

1. К вопросу фено-экологии некоторых видов флоры Средней Азии, Труды САГУ, вып. 8, 1930, 47 стр.

2. Материалы по фенологии растений флоры Средней Азии в условиях культуры, Труды Ботан. сада САГУ, вып. 8, 1934, 25 стр.

3. Растительность района гор Хобдун-тау и Карача-тау, Труды САГУ, вып. 10, 1930, 62 стр.

4. Новый каучуконос среди представителей флоры Средней Азии, Труды Ботан. сада САГУ, вып. 6, 1931, 10 стр.

5. (Совместно с П. К. Озолиным.) Опыты культуры эфирно-масличных растений в условиях Средней Азии, Труды САГУ, вып. 14, 1931, 34 стр.

6. Научно-исследовательская работа по эфирно-масличным растениям Ср. Аз. Ботан. сада летом 1930 г., журнал «Коммунист Востока», Ташкент, 1931.

7. К вопросу изучения дубильных растений центральной части Гиссарского хребта, Труды Таджик. Ботан. сада, вып. 3, 1932, 10 стр.

8. Дикорастущие эфирно-масличные растения центральной части Гиссарского хребта, Труды Ср.-Аз. оп. ст. эфирномасличных растений, вып. 1, 1932, 112 стр.
9. Эфирно-масличные культуры Средней Азии, САОГИЗ, Ташкент, 1932, 24 стр.
10. Материалы по культурной растительности центральной части Гиссарского хребта, Труды САГУ, вып. 18, 1934, 47 стр.
11. Дикорастущие эфирно-масличн е растения бассейна среднего течения реки Талас, Труды Ср.-Аз. оп. ст. эфирно-масличн. растений, вып. 4, 1934, 122 стр.
12. Новый вид рода танацетум из Таджикистана, Бюллетень САГУ, № 19, 1934, 8 стр.
13. Субтропические эфирно-масличные культуры Средней Азии, «Субтропические культуры Средней Азии», Ташкент, 1935, 239—249.
14. Эфирно-масличные растения и их культура в Средней Азии, Труды Сектора раст. рес. Комитета наук при СНК Узб. ССР, вып. 1, 1936, 334 стр.
15. Род *Perovskia* Karel., Труды Сектора раст. рес. Комитета наук при СНК Узб. ССР, вып. 2, 1936, стр. 47.
16. Культура розовой герани в Таджикистане, журнал «Советские субтропики», 1936, 10 стр.
17. Дикорастущие эфирно-масличные растения Таджикистана, Бюллетень ВИЭМП, 1936, 12 стр,
18. Дикую флору на службу социалистическому строительству, журнал СОНАТ, 1936, 9 стр.
19. Материалы по изучению шалфеев. Средней Азии, Труды Сектора раст. рес. Комитета наук при СНК Узб. ССР, вып. 3, 1937, стр. 35.
20. Ботанические исследования в Узбекистане, СОНАТ, № 10—11, 1937, стр. 4.
21. Эфирно-масличные культуры Узбекистана и других республик Ср. Азии, Труды Узбекистанской конференции по растительным ресурсам Узб. ССР, 1937, стр. 10.
22. Эфирно-масличные растения южных склонов восточного Чаткала, Труды Сектора раст. рес. Комитета наук при СНК Узб. ССР, вып. 9, 1938, Ташкент, 142 стр.
23. Эфирно-масличные растения, изд. УзГИЗ, 1938, стр. 44 (на узбекском языке).
24. Растительные ресурсы Чиракчинского района Узбекистана, СОНАТ, 1938, № 12, стр. 10.
25. Новый вид шалфея из Средней Азии, Ботанический журнал СССР, 1938, т. 23, № 5—6, стр. 3.
26. Субтропические эфирно-масличные растения, Изд. Комитета наук, 1939, стр. 39 (на узб. языке).
27. Фрагменты монографии рода Otostegia, Труды Сектора раст. рес. Комитета наук при СНК Узб. ССР, 1939, стр. 60.
28. Ботанические исследования за XV лет, «Наука в Узбекистане за 15 лет», 1939, стр. 9.
29. Новые виды растений из Памиро-Алая и Гиндукуша, Ботанические материалы Гербария Ботанического ин-та Узб. филиала Академии наук СССР, вып. I, 1940, стр. 14.
30. Растительность Гузара и пути ее генезиса, Узб. филиал Академии Наук СССР, 1941, стр. 238.
31. Краткие сведения по морфологии покрытосеменных, Флора Узбекистана, т. II, 1941, стр. 24.
32. Новый род семейства губоцветных. Ботанические материалы Гербария Ботанического ин-та Узтб. филиала Академии Наук СССР, вып. IV, 1941, стр. 12.
33. Новые виды пшениц Азии, Ботанические материалы Гербария Ботанического ин-та Узб. филиала Академии Наук СССР, вып. IV. 1941, стр. 6.
34. Эфирно-масличные и масличные растения, Сырьевые ресурсы Узбекистана, т. II, вып. I, 1942, стр. 15.
35. Растительные ресурсы Узбекистана, Ботанический журнал СССР, т. 27, № 6. 1942, стр. 8.
36. Пшеницы Узбекистана, Изд. УзФАН, 1942, стр. 77.
37. Ботаника. Сборник «25 лет науки в Узбекистане», 1942, стр. 16.

Рукописи

1. Материалы по культурной флоре Термеза XV века.
2. Основные принципы геоботанических исследований.
3. Очерки растительности бассейна р. Ангрен.
4. Пути реконструкции растительных ресурсов и районирования бассейна р. Ангрен.
5. Карта растительности Сурхан-Дарьинской области Узб. ССР. Масштаб 1:200000
6. Карта растительности Ташкентской области. Масштаб 1·400000.
7. Карта растительности Бухарской области. Масштаб 1 200000.
8. Карта растительности Кашка-Дарьинской области. Масштаб 1:200000.
9. Растительность Чиракчинского района Узб. ССР.
10. Род *Nepeta* Средней Азии.
11. Плодовые Шахризябса.

12. Губоцветные Туркмении (Роды *Nepeta*, *Salvia*, *Moldavica*, *Perovskia*).
13. Пшеницы Таджикистана. Рукопись для Флоры Таджикистана.
14. Рис Таджикистана. Рукопись для Флоры Таджикистана.
15. Рожь Таджикистана. Рукопись для Флоры Таджикистана.
16. Кукуруза Таджикистана. Рукопись для Флоры Таджикистана.
17. Род *Lathyrus*. Рукопись для т. IV Флоры Узб. ССР.
18. Семейство *Malvaceae*. Рукопись для т. III Флоры Узб. ССР.
19. Семейство *Labiatae* Узб. ССР (роды *Salavia*, *Perovskia*, *Moldavica*, *Otostedia*, *Nepeta*). Рукопись для Флоры Узб. ССР.
20. Филогенетическая система Пулле.
21. Основные виды растительного сырья Узбе истана.
22. Груша Узбекистана. Рукопись для Флоры Узб. ССР.
23. Материалы по культурным бобовым Узбекистана (фасоль, нут, лобия, чечевица, арахис). Рукопись для Флоры Узб. ССР.
24. Определитель зерновых злаков Узбекистана.

Сектор растительных ресурсов Института ботаники и почвоведения УзФан. Ташкент.

Ответственный редактор акад. В. Л. Комаров

Подписано к печати 11.X 1945 г. Печ. л. 3 Учетно-изд. л. 4,5
А22282 Тираж 2000 Цена 6 руб. Зак. 650

2-я типография Издательства Академии Наук СССР
Москва, Шубинский пер., 10.

Ботанический журнал СССР том 30 (1945) № 5

СОДЕРЖАНИЕ

Journal Botanique de l'URSS. Tome 30 (1945) № 5

SOMMAIRE

Адрес редакции:

Москва, Моховая ул., 9, корпус 8, Московское общество испытателей природы
Редакция Ботанического журнала СССР